ISSN 0181-0642

# BULLETIN du MUSÉUM NATIONAL d'HISTOIRE NATURELLE

PUBLICATION TRIMESTRIELLE

SECTION C

## Sciences de la Terre

paléontologie
géologie
minéralogie

4e SÉRIE, T. 18, 1996 (4)

ÉDITIONS SCIENTIFIQUES DU MUSÉUM, PARIS

ÉDITIONS SCIENTIFIQUES DU MUSÉUM, PARIS

BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE

57, rue Cuvier, 75005 Paris

—

*Section C : SCIENCES DE LA TERRE*

Rédacteur en chef : Hervé LELIÈVRE

Secrétariat de rédaction : Florence KERDONCUFF

S'adresser

**pour les échanges :**

au Service des périodiques et des échanges de la Bibliothèque Centrale

du Muséum national d'Histoire naturelle

38, rue Geoffroy Saint-Hilaire, 75005 Paris

Tél. : [33] (1) 40 79 36 41

**pour les abonnements et achats au numéro :**

aux Éditions Scientifiques du Muséum, Paris - Diffusion

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Tél.: [33] (1) 40 79 37 00

Fax : [33] (1) 40 79 38 40

e-mail : dhenry@mnhn.fr

**pour l'envoi de manuscrits :**

aux Éditions Scientifiques du Muséum, Paris - Rédaction du Bulletin

57, rue Cuvier, 75005 Paris

Tél.: [33] (1) 40 79 34 38

Fax : [33] (1) 40 79 38 58

e-mail: bulletin@mnhn.fr

Abonnements pour l'année 1996 (prix HT) :

Abonnement général : 1800 FF

Section A : zoologie, biologie et écologie animales : 800 FF

Section B : botanique *Adansonia* : 500 FF

Section C : sciences de la Terre, paléontologie, géologie et minéralogie : 600 FF.

*Numéro d'inscription à la Commission paritaire des publications et agences de presses : 1405 AD*

*BULLETIN DU MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE*, Paris
4e série, **18**, 1996, n° 4, Section C (Sciences de la Terre : Paléontologie, Minéralogie, Géologie),

## SOMMAIRE

Bruno CHANET. — *Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. (Pisces, Pleuronectiformes, Bothidae) provenant du Messinien (Miocène supérieur) d'Oran (Algérie) ..... 555

Nathalie BARDET & John W. M. JAGT. — *Mosasaurus hoffmanni*, le « Grand Animal fossile des Carrières de Maestricht » : deux siècles d'histoire ..... 569

Miguel TELLES ANTUNES & Denise SIGOGNEAU-RUSSELL. — Le Crétacé terminal portugais et son apport au problème de l'extinction des dinosaures ..... 595

Steven M. GOODMAN. — Description of a new species of subfossil lapwing (Aves, Charadriiformes, Charadriidae, Vanellinae) from Madagascar ..... 607

Christian BULOT & Léonard GINSBURG. — Précisions sur l'âge des gisements à mammifères miocènes de Saint-Vincent-de-Lamonjoie (Lot-et-Garonne) et de Navère (Gers) ..... 615

Alexander AVERIANOV. — Early Eocene Rodentia of Kyrgyzstan ..... 629

Léonard GINSBURG & Jorge MORALES. — *Larteticts* et *Adroverictis*, nouveaux genres de Melinae (Mustelidae, Carnivora, Mammalia) du Miocène de l'Ancien Monde ..... 663

Les articles du présent volume doivent être cités comme suit / The articles of the present volume should be cited as follows :

CHANET B. 1996. — *Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. (Pisces, Pleuronectiformes, Bothidae) provenant du Messinien (Miocène supérieur) d'Oran (Algérie). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, C **18** (1) : 555-568

ou / or

CHANET B. 1996. — *Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. (Pisces, Pleuronectiformes, Bothidae) provenant du Messinien (Miocène supérieur) d'Oran (Algérie). *Bull. Mus. natl Hist. nat.*, Paris, sér. 4, C **18** (1) : 555-568

*Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 4e série, **18**, 1996
Section C, n° 4 : 555-568

# *Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. (Pisces, Pleuronectiformes, Bothidae) provenant du Messinien (Miocène supérieur) d'Oran (Algérie)

par Bruno CHANET

**Résumé.** — Un nouveau genre et une nouvelle espèce appartenant à la famille des Bothidae sont décrits : *Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. Ce taxon fossile provient du Messinien (Miocène supérieur) d'Oran (Algérie). Il se distingue des Bothidae actuels et fossiles connus par la forme de son urohyal et la présence de gouttières rayonnantes sur les plaques hypurales.

**Mots-clés.** — Messinien, Oran, Algérie, Teleostei, Pleuronectiformes, Bothidae, *Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp.

## *Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. (Pisces, Pleuronectiformes, Bothidae) from the Messinian (Upper Miocene) of Oran (Algeria)

**Abstract.** — The aim of this paper is the description of a new genus and a new species belonging to the bothid family: *Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. This fossil species possesses some particular intermuscular bones: the myorhabdoï. As the presence of these bones is an apomorphic feature for Bothidae, it is consistent with the attribution of *Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. to the Bothidae. *Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. differs from the known fossil and recent Bothidae by the shape of the urohyal and the presence of radiating grooves on the hypural plates. Because the interrelationships between the Bothidae are obscure, the phylogenetic position of *Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. cannot be assigned.

**Key-words.** — Messinian, Oran, Algeria, Teleostei, Pleuronectiformes, Bothidae, *Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp.

B. CHANET, *Muséum national d'Histoire naturelle, laboratoire de Paléontologie, 8 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05.*

## INTRODUCTION

Le Messinien périméditerranéen est bien connu pour son ichthyofaune (SAUVAGE 1870; ARAMBOURG 1925, 1927; GAUDANT 1978; LANDINI & SORBINI 1992). Les gisements d'Oran (Algérie), de Licata et de Gabbro (Italie) ont livré d'abondants restes de poissons fossiles. Dans chacun de ces gisements, des pleuronectiformes fossiles sont connus, mais le gisement d'Oran est considéré comme le plus riche, non seulement en téléostéens fossiles, mais aussi en pleuronectiformes fossiles (LANDINI & SORBINI 1992). La première étude détaillée des poissons plats découverts dans ces gisements fut l'œuvre d'ARAMBOURG (1927). Cet auteur décrit plusieurs espèces de poissons plats fossiles et propose des hypothèses quant aux relations existant entre les faunes des différents gisements. Toutefois, ARAMBOURG oublia dans son analyse un spécimen de poisson plat fossile. Cette pièce appartient aux collections du laboratoire de Paléontologie (MNHN); c'est celle que nous décrivons ici sous le nouveau nom d'*Oranobothus arambourgi* n.g., n.sp.

### LISTE DES ABRÉVIATIONS

| | |
|---|---|
| a.h | arc hémal; |
| ang-art | angulo-articulaire; |
| br | rayon branchiostège; |
| ch | cératohyal; |
| cl | cleithrum; |
| co | coracoïde; |
| c.pl | côtes pleurales; |
| d | dentaire; |
| e | épiméral; |
| ectopt | ectoptérygoïde; |
| enpt | entoptérygoïde; |
| ep | épural; |
| ep.h | épine hémale; |
| ep.n | épine neurale; |
| hyomd | hyomandibulaire; |
| i.o. | infraorbitaire |
| m | myorhabdoi |
| md | mandibule; |
| mpt | métaptérygoïde; |
| mx | maxillaire; |
| n.p | nageoire pectorale; |
| op | opercule; |
| o.p | os pelvien; |
| ph | parhypural; |
| pmx | prémaxillaire; |
| pcl | postcleithrum; |
| pop | préopercule; |
| pt.n.an | ptérygiophore de la nageoire anale; |
| pt.n.dors | ptérygiophore de la nageoire dorsale; |
| PU1 | vertèbre préurale 1; |
| PU2 | vertèbre préurale 2; |
| q | carré; |
| sop | sous-opercule; |
| tr.y | trace des yeux; |
| u | urohyal. |

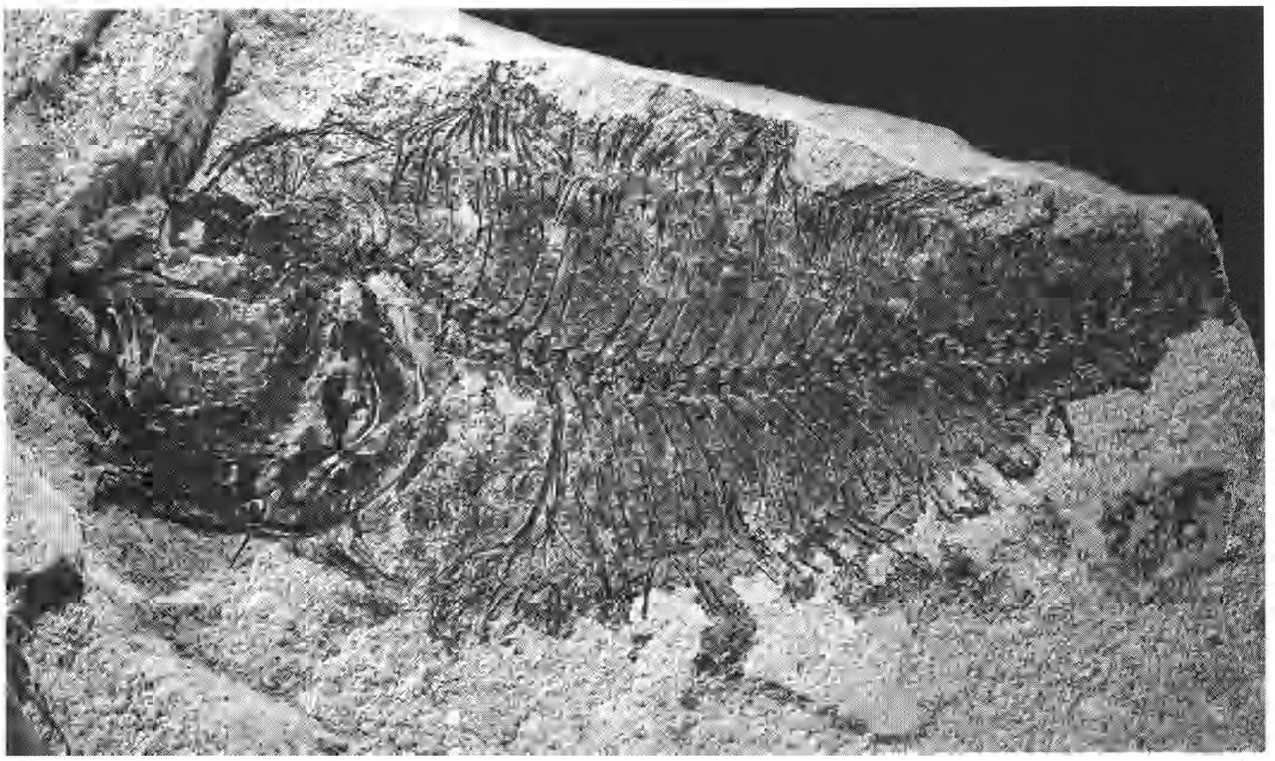
## SYSTÉMATIQUE PALÉONTOLOGIQUE

Ordre PLEURONECTIFORMES Bleeker, 1859
Sous-ordre PLEURONECTOIDEI Bleeker, 1859
Famille BOTHIDAE Regan, 1910

### Genre **ORANOBOTHUS** n.g.

DIAGNOSE. — Bothidae possédant dix vertèbres précaudales et vingt-sept à vingt-huit vertèbres caudales. L'urohyal est développé, en forme d'hameçon, avec une branche ventrale rectiligne. Le parhypural et les plaques hypurales sont ornés de gouttières rayonnantes où viennent s'insérer les rayons caudaux.

ÉTYMOLOGIE. — *Oranobothus* signifie *Bothus* (un genre actuel de Bothidae) originaire d'Oran (Algérie).



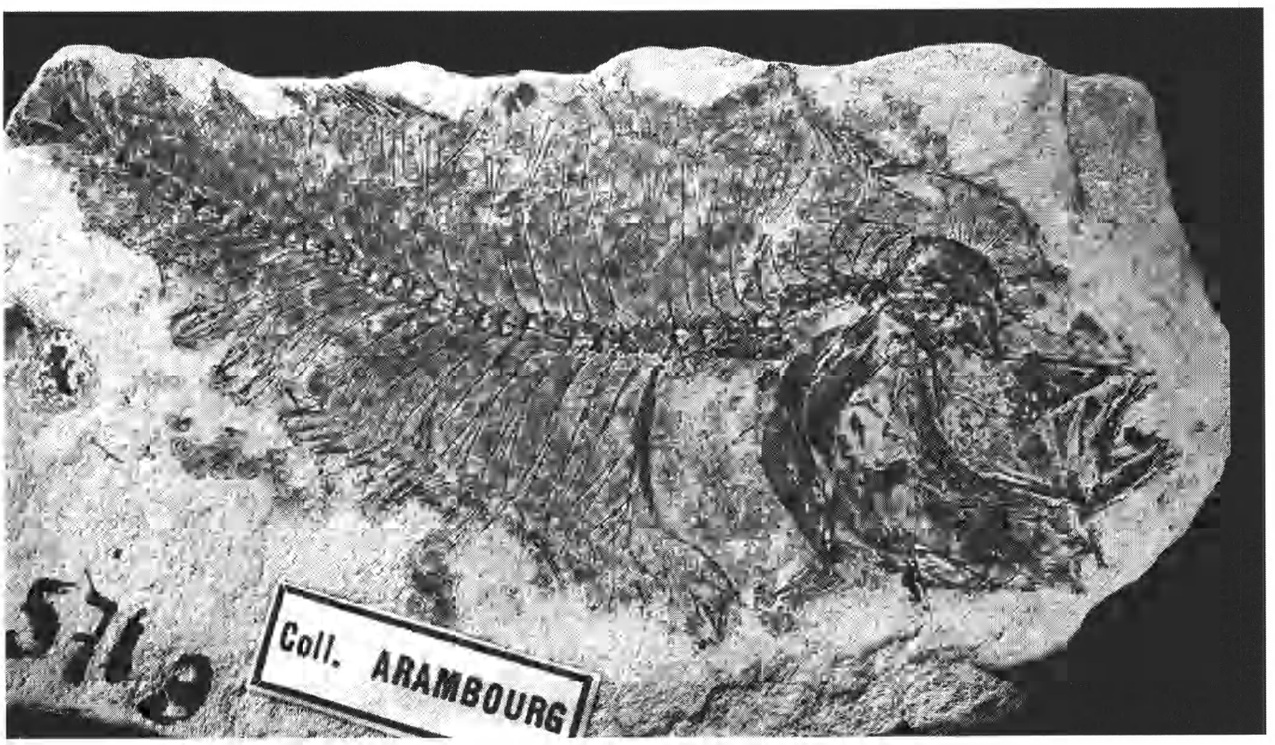



FIG. 1. — Empreinte et contre-empreinte *Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp., spécimens 571-d et 571-g, laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. Agrandissement : × 1,88.

Espèce-type. — *Oranobothus arambourgi*, spécimens 571-d et 571-g (empreinte et contre-empreinte) appartenant à la collection Arambourg, du laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle.

Distribution stratigraphique. — Messinien (Miocène supérieur).

Remarque

La création d'un nouveau genre est proposée ici pour ce fossile algérien. L'espèce-type *Oranobothus arambourgi* diffère des Bothidae connus, actuels et fossiles, par son nombre de vertèbres, par la présence de gouttières rayonnantes sur les plaques hypurales et par la forme de son urohyal.

## ***Oranobothus arambourgi*** n.sp.

Holotype. — Spécimens 571-d et 571-g (empreinte et contre-empreinte) appartenant à la collection Arambourg, au laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle.

Étymologie. — L'espèce *Oranobothus arambourgi* est dédiée à Camille Arambourg, professeur au Muséum national d'Histoire naturelle, auteur des premiers travaux et analyses sur les pleuronectiformes fossiles du Messinien d'Oran.

La diagnose et la distribution stratigraphique sont les mêmes que pour le genre par monotypie. La localité-type ne peut être précisée. Le spécimen était conservé, sans aucune indication, dans la collection Arambourg rassemblant les fossiles originaires d'Oran et n'est pas mentionné dans le catalogue de la collection.

Description

*Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. est un poisson plat fossile de petite taille (Figs 1, 2). La longueur totale du spécimen est de 72 mm. Sa longueur standard est de 67 mm. La hauteur maximale est de 31 mm.

La hauteur de la tête est de 21 mm, et sa longueur est de 26 mm. Seul un spécimen senestre, qui constitue l'holotype, définit ce taxon. Son état de conservation est satisfaisant, le fossile est complet à l'exception de la nageoire caudale, dont seuls les éléments endosquelettiques sont conservés.

*Neurocrâne* (Fig. 3A, B)

La forme du neurocrâne est bien visible, mais aucun détail de l'anatomie osseuse de cette structure n'est décelable sur le fossile. Le neurocrâne est renflé postérieurement. Dans la région orbitale, le neurocrâne développe dorsalement une lame verticale, formée au moins par le frontal nadiral. Cette lame de grande taille supporte l'œil migrateur et montre que le crâne est asymétrique. Le bord ventral du neurocrâne est rectiligne. La région ethmoïdienne est brisée.

*Splanchnocrâne* (Fig. 3A, B)

Les mâchoires sont nettement asymétriques.

**La face zénithale**. Sur cette face, le prémaxillaire est un os long et fin, dont l'extrémité distale forme une lame aplatie. L'extrémité proximale de l'os est incomplète : le processus ascendant est cassé. Un processus antérieur fin, rectiligne et dirigé vers l'avant est visible. Le maxillaire est un os recourbé, son extrémité proximale est cachée par le prémaxillaire. Distalement, cet os s'aplatit en lame arrondie à son extrémité. Ces deux os ne sont pas dentés. Seule

la forme de la mâchoire inférieure zénithale est visible. Les limites du dentaire et de l'angulo-articulaire sont hypothétiques. La mandibule est allongée, son extrémité antérieure est cassée. Le bord oral est orné de dents fines et acérées. La facette d'articulation avec le carré est profonde et bien individualisée. Elle est limitée postérieurement par un processus rétro-articulaire robuste.

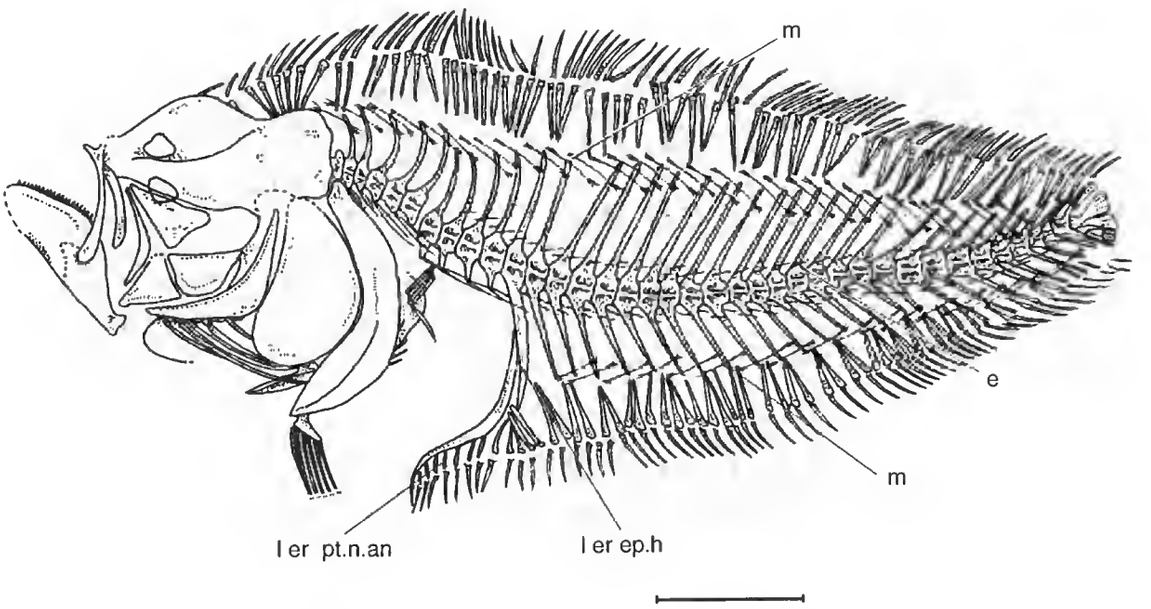



FIG. 2. — Reconstitution de la face zénithale d'*Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. Échelle : 1 cm.

**La face nadirale**. Sur cette face, le prémaxillaire est un os massif, recourbé ventralement. Son extrémité antérieure possède un processus ascendant robuste, rectiligne, orienté dorsalement. Son bord oral est couvert de dents fines et pointues. Le maxillaire nadiral est long, recourbé, aplati vers son extrémité distale. Il dépasse l'extrémité postérieure du prémaxillaire. L'os semble posséder une tête maxillaire bien développée, orientée dorsalement et accolée au prémaxillaire. De la mandibule nadirale, seule la forme est discernable. Son extrémité antérieure a une forme rectangulaire, avec un bord antérieur droit. Le processus rétro-articulaire est robuste, le processus coronoïde, présent à la moitié de la mâchoire, est peu développé. De petites dents acérées ornent le bord oral de la mandibule nadirale. Aucun supramaxillaire ne vient prolonger postérieurement les maxillaires.

Les ectoptérygoïdes sont des os fins et allongés, l'angle entre les deux branches de chaque ectoptérygoïde est de 120°. L'ectoptérygoïde nadiral est plus robuste que son homologue zénithal. Accolé à chaque ectoptérygoïde et enchâssé dans la facette d'articulation de chaque mandibule, un carré grand et triangulaire est présent sur chaque face. Aucune épine quadrato-jugale n'est visible.

Dorsalement, un métaptérygoïde surplombe chaque carré. Cet os s'appuie postérieurement sur l'hyomandibulaire, son bord postéro-ventral est arrondi. Le métaptérygoïde zénithal est plus grand que le métaptérygoïde nadiral.

La branche horizontale de chaque ectoptérygoïde est surmontée dorsalement par un entoptérygoïde. De forme triangulaire, son extrémité antérieure est effilée et s'encastre entre le bord ventral du neurocrâne et l'ectoptérygoïde. En face nadirale, l'extrémité postérieure de l'os est cassée. En face zénithale, l'os est complet, grand et présente la trace de l'œil gauche (non-migrateur).

Les deux hyomandibulaires sont très mal conservés, leur tête d'articulation avec le neurocrâne est à peine discernable.

L'urohyal (Figs 3A, B ; 4) est de grand taille, il a une forme en hameçon. C'est un os robuste avec une branche ventrale rectiligne, développée et dirigée antéro-ventralement. La branche dorsale est longue et droite, son extrémité antérieure est cassée. Les deux branches forment un angle clidien de 48° [l'angle clidien est l'angle formé par le bord ventral de la branche dorsale et le bord antérieur de la branche ventrale (CHABANAUD 1940)]. Le bord ventral de la branche dorsale et le bord antérieur de la branche ventrale sont limités par un bourrelet osseux. Ce dernier s'étend postérieurement à la jonction des deux branches de l'os. Une lame réfléchie prolonge chacune des branches dorsalement pour la branche dorsale et postérieurement pour la branche ventrale. Cette lame est large et épaisse, elle s'amincit progressivement vers l'extrémité de la branche ventrale.

Cinq à six rayons branchiostèges très longs sont présents, ils s'articulent sur un cératohyal dont seule la forme générale est décelable. Une empreinte dans le sédiment semble indiquer que l'os est divisé en deux dans sa moitié antérieure. Cette trace correspond peut-être à la limite entre le cératohyal et l'hypohyal.

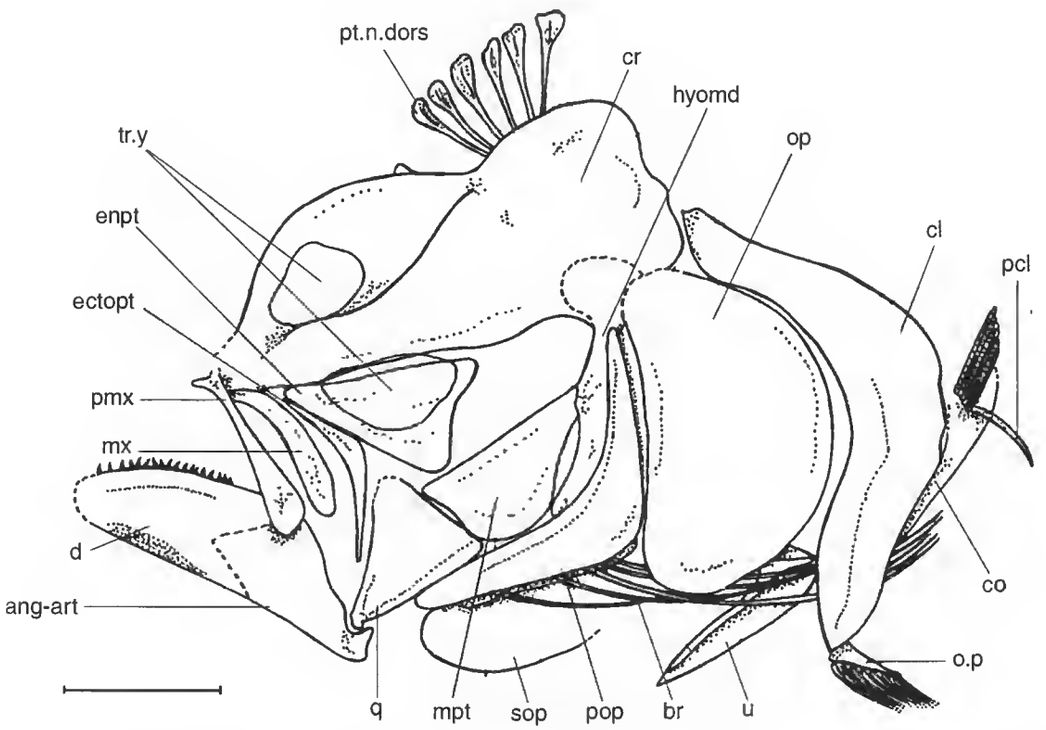



FIG. 3A. — Reconstitution de la face zénithale de la tête d'*Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. Échelle : 5 mm.

Sur la face nadirale, quelques os de la série infra-orbitaire sont conservés. Le premier et le dernier os de cette série sont incomplets, de sorte que l'identification précise de chacun de ces os est impossible. Ils forment un assemblage plus ou moins rectiligne à hauteur du parasphénoïde. Le premier de ces os est situé au-dessus de l'entoptérygoïde nadiral, le dernier prend place en région otique. Le premier infra-orbitaire est allongé et semble se diviser en deux branches dirigées antérieurement. Les trois os suivants sont plus courts, seule la forme de l'extrémité antérieure du quatrième est conservée.

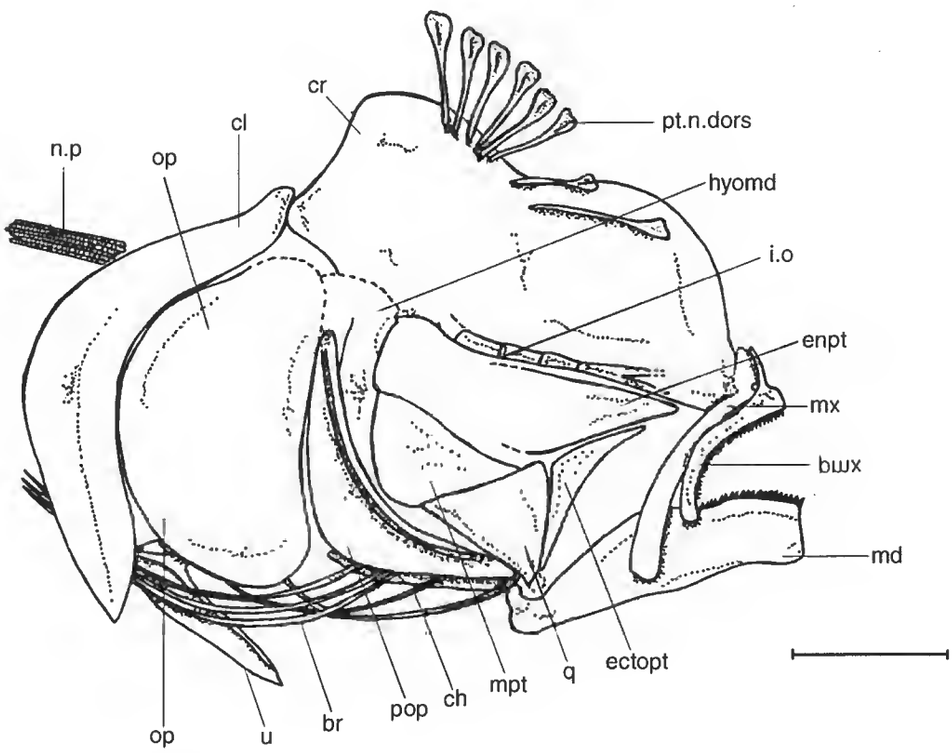



FIG. 3B. — Reconstitution de la face nadirale de la tête d'*Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. Échelle : 5 mm.

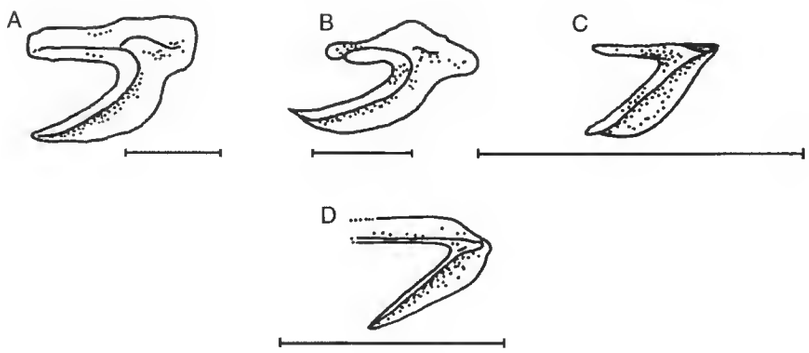



FIG. 4. — Vue latérale de l'urohyal chez quelques Bothidae actuels et fossiles. A, *Psettina gigantea* Amaoka (modifié d'après AMAOKA 1969) ; B, *Crossorhombus kobensis* Jordan & Starks (modifié d'après AMAOKA 1969) ; C, *Miobothus weissi* Chanet & Schultz (modifié d'après CHANET & SCHULTZ 1994) ; D, *Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. Échelles : 1 cm.

*Série operculaire*

Les os des séries operculaires sont symétriques de part et d'autre du corps. Le préopercule est grand et a une forme en équerre. Sa branche horizontale est plus développée que la branche verticale. Le bord postérieur de l'os est arrondi. Le canal sensoriel préoperculaire est uniquement visible sur le préopercule nadiral. Il longe le bord antérieur de l'os et s'ouvre à l'extrémité antérieure de l'os. L'opercule est un os grand aux contours arrondis. La région en contact avec l'hyomandibulaire est cassée. Un reste de sous-opercule est présent sur la face zénithale. Il s'agit uniquement de la partie antérieure de l'os, elle est arrondie. Aucun des os de la série operculaire ne présente d'indentation.

*Squelette axial*

Le squelette axial est composé de trente-huit vertèbres (Figs 1, 2) : dix vertèbres précaudales (= abdominales) et vingt-huit vertèbres caudales. La colonne vertébrale est désarticulée entre les vertèbres précaudales 6 et 7. Chaque centrum est robuste, quadrangulaire et orné d'un gros trabécule longitudinal.

Chaque vertèbre précaudale possède des hémapophyses, dirigées ventralement. À partir de la seconde vertèbre précaudale, des côtes pleurales longues et fines viennent s'insérer latéralement sur cet arc hémal. La première vertèbre précaudale ne possède pas d'épine neurale, les suivantes en possèdent une recourbée antérieurement, longue et fine. Il n'est pas possible de savoir si l'arc neural de cette vertèbre est incomplet. De la seconde à la dixième vertèbre précaudale, la longueur des épines neurales augmente, alors que leur courbure diminue.

Chacune des vertèbres caudales possède une longue épine neurale fine et rectiligne qui progressivement s'incline vers l'arrière. Chaque épine neurale soutient, en moyenne, une paire de ptérygiophores de la nageoire dorsale. Chaque centrum caudal porte une longue épine hémale, fine et rectiligne. La première vertèbre caudale possède une épine hémale très longue et très robuste. C'est sur le bord antérieur de cette épine que vient s'insérer le premier ptérygiophore de la nageoire anale. Chaque épine hémale soutient deux ptérygiophores anaux.

Au-dessus de la septième vertèbre précaudale et au-dessus de toutes les vertèbres suivantes, des épiméraux sont visibles (Fig. 2). Ces os fins en forme de baguette sont situés à la base des épines neurales. Ventralement, sous chaque centrum caudal, des hypoméraux sont présents. À l'extrémité distale des épines hémales et neurales, des myorhabdoi sont visibles (Figs 2, 5). Ce sont des os longs, fins, ramifiés «en pinceau» à chaque extrémité (Fig. 5).

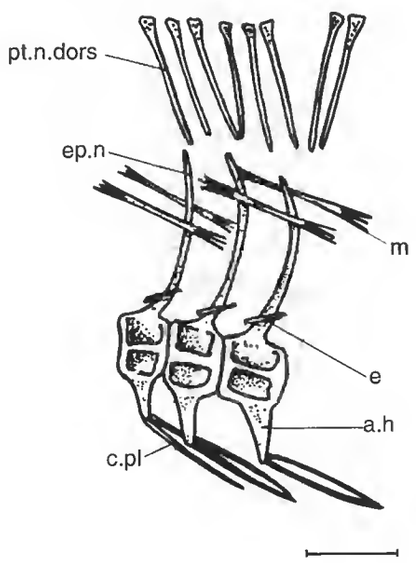



FIG. 5. — Vue latérale gauche des vertèbres précaudales 7, 8 et 9 chez *Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. Échelle : 5 mm.

*Nageoires impaires* (Fig. 2)

Aucune des deux nageoires impaires ne possède d'épine. La nageoire dorsale est composée de quatre-vingts rayons. Elle s'étend tout le long du corps et surplombe le crâne à partir de la région orbitale. Il existe neuf rayons supracrâniens, chacun est fixé à un ptérygiophore qui s'insère directement sur la voûte crânienne. Les deux ptérygiophores les plus proximaux sont fixés sur le côté nadiral du crâne.

La nageoire anale est constituée de soixante-quatre rayons anaux et s'étend tout le long du corps. Les ptérygiophores dorsaux et anaux ont une extrémité distale spatulée. Le premier ptérygiophore de la nageoire anale est long, robuste, sigmoïde. Son bord ventral soutient les sept rayons les plus proximaux. Les cinq ptérygiophores suivants forment un groupe inséré sur l'extrémité distale de la première épine hémale.

*Endosquelette caudal* (Fig. 6)

Le complexe urophore d'*Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. est composé de trois vertèbres caudales. Les deux centrums libres portent chacun une épine neurale et une épine hémale bien développées. Le centrum postérieur supporte le parhypural et trois plaques hypurales. La disposition et l'extension de ces os permettent d'en dresser l'interprétation suivante.

L'endosquelette du lobe dorsal est formé par les épines neurales des vertèbres PU2 et PU3, inclinées postérieurement et par deux plaques hypurales. La plaque supérieure est formée par la fusion de l'hypural 5 et de l'épural, la plaque inférieure par la fusion des hypuraux 3 et 4.

L'endosquelette du lobe ventral est constitué par les épines hémales des vertèbres PU2 et PU3, par le parhypural et par une plaque hypurale formée par la fusion des hypuraux 1 et 2. L'arc hémal des vertèbres PU2 et PU3 est fusionné au centrum. Il n'y a pas d'uroneural 1.

La plaque hypurale formée par la fusion des hypuraux 3 et 4 est grande, triangulaire; elle est fusionnée au dernier centrum (PU1). Il n'est pas possible de préciser s'il en est de même pour l'ensemble hypural 1-hypural 2.

Le parhypural est élargi et aplati distalement. Son extrémité proximale est cassée, mais l'empreinte laissée dans le sédiment montre que cet os n'entrait pas en contact avec le dernier centrum.

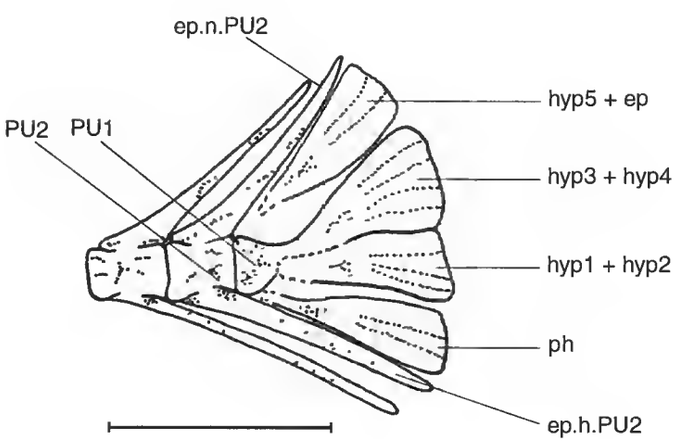



FIG. 6. — Reconstitution de l'endosquelette caudal d'*Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp., vue latérale gauche. Échelle : 3 mm.

La plaque hypurale dorsale, formée par la fusion de l'hypural 5 et de l'épural, est grande, triangulaire; son extrémité proximale est cassée. Chacune des plaques hypurales (hypural 5 + épural; hypural 3 + hypural 4; hypural 1 + hypural 2; parhypural) porte des gouttières rayonnantes (onze au total) où venaient probablement s'insérer les rayons caudaux, qui ne sont hélas pas conservés.

*Nageoires paires*

Les nageoires pelviennes, qui ne semblent pas montrer de trace d'asymétrie, sont composées de sept ou huit rayons pelviens. Ces rayons sont soutenus par une paire d'os pelviens, en forme de triangle effilé dont l'extrémité supérieure vient s'articuler sur la face interne du cleithrum. Les nageoires pelviennes ne s'étendent pas jusqu'à l'isthme.

Les nageoires pectorales sont composées chacune de six rayons. Des ceintures pectorales, seuls sont conservés le coracoïde, incomplet, le postcleithrum et le cleithrum de la face zénithale et uniquement le cleithrum de la face nadirale. Le coracoïde est un os effilé ventralement, accolé au bord postérieur du cleithrum. Un postcleithrum fin, en aiguille et recourbé est présent au niveau de l'insertion des rayons pectoraux sur le coracoïde. Les cleithrums sont symétriques. Ce sont de grands os plats, courbes et effilés distalement. Leur extrémité dorsale vient rejoindre le crâne dans la région occipitale. Aucune nageoire paire ne possédait d'épine.

*Revêtement écailleux*

L'ensemble du corps est recouvert par un revêtement brun-roux laissant voir çà et là des restes d'écailles. Cependant, aucune écaille complète n'est conservée et leur morphologie ne peut être décrite.

## POSITION PHYLOGÉNÉTIQUE

*Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. présente les caractères suivants :

**1.** Crâne asymétrique.

**2.** Extension supracrânienne de la nageoire dorsale jusqu'en région orbitale.

**3.** Le premier ptérygiophore de la nageoire anale est allongé, robuste et supporte plusieurs rayons.

**4.** Le parhypural est libre.

**5.** Pas d'épines aux nageoires impaires.

**6.** L'urohyal a une forme en hameçon : sa branche ventrale est orientée antéro-ventralement.

**7.** L'uroneural 1 est absent.

**8.** Pas de supramaxillaire.

**9.** L'arc hémal est fusionné avec le centrum de la seconde vertèbre préurale.

**10.** Pas d'épines aux nageoires pelviennes.

**11.** Les infra-orbitaux nadiraux sont présents.

**12.** Le canal préoperculaire nadiral s'ouvre à l'extrémité antérieure du préopercule.

**13.** Le premier ptérygiophore de la nageoire dorsale est inséré directement sur la voûte crânienne, ainsi que les autres ptérygiophores supracrâniens.

**14.** Les os de la série operculaire ne sont pas indentés.

**15.** Présence de côtes pleurales.

**16.** Pas de dents sur le prémaxillaire zénithal.

**17.** Fusion des hypuraux 3 et 4 entre eux et au centrum de PU1 d'une part et fusion des hypuraux 1 et 2 entre eux, d'autre part.

**18.** Pas d'épine neurale sur l'arc neural de la première vertèbre précaudale.

**19.** Myorhabdoi présents.

Selon CHAPLEAU (1993), dont nous reprenons (Fig. 7) le schéma phylogenétique :

Le caractère 1 est une apomorphie des Pleuronectiformes.

Les caractères 2, 3, 4, 5, 6, 7 et 8 sont des apomorphies de Pleuronectoidei. Le caractère 9 ne se rencontre que chez *Brachypleura*, *Citharus*, les Scophthalmidae, les Paralichthyidae, les Bothidae, les Pleuronectinae, les Poecilopsettinae, les Rhombosoleinae, les Samarinae, les Soleidae et les Cynoglossidae.

Le caractère 10 est une apomorphie des Scophthalmidae, des Paralichthyidae, des Bothidae, des Pleuronectinae, des Poecilopsettinae, des Rhombosoleinae, des Samarinae, des Achiridae, des Soleidae et des Cynoglossidae.

Les caractères 11, 12, 13, 14 et 15 sont des plésiomorphies de Pleuronectiformes. En effet, les états apomorphes des caractères 11 (absence d'infra-orbitaux nadiraux), 12 (canal préoperculaire nadiral s'ouvrant sur le bord ventral de l'os), 13 (premier ptérygiophore de la nageoire

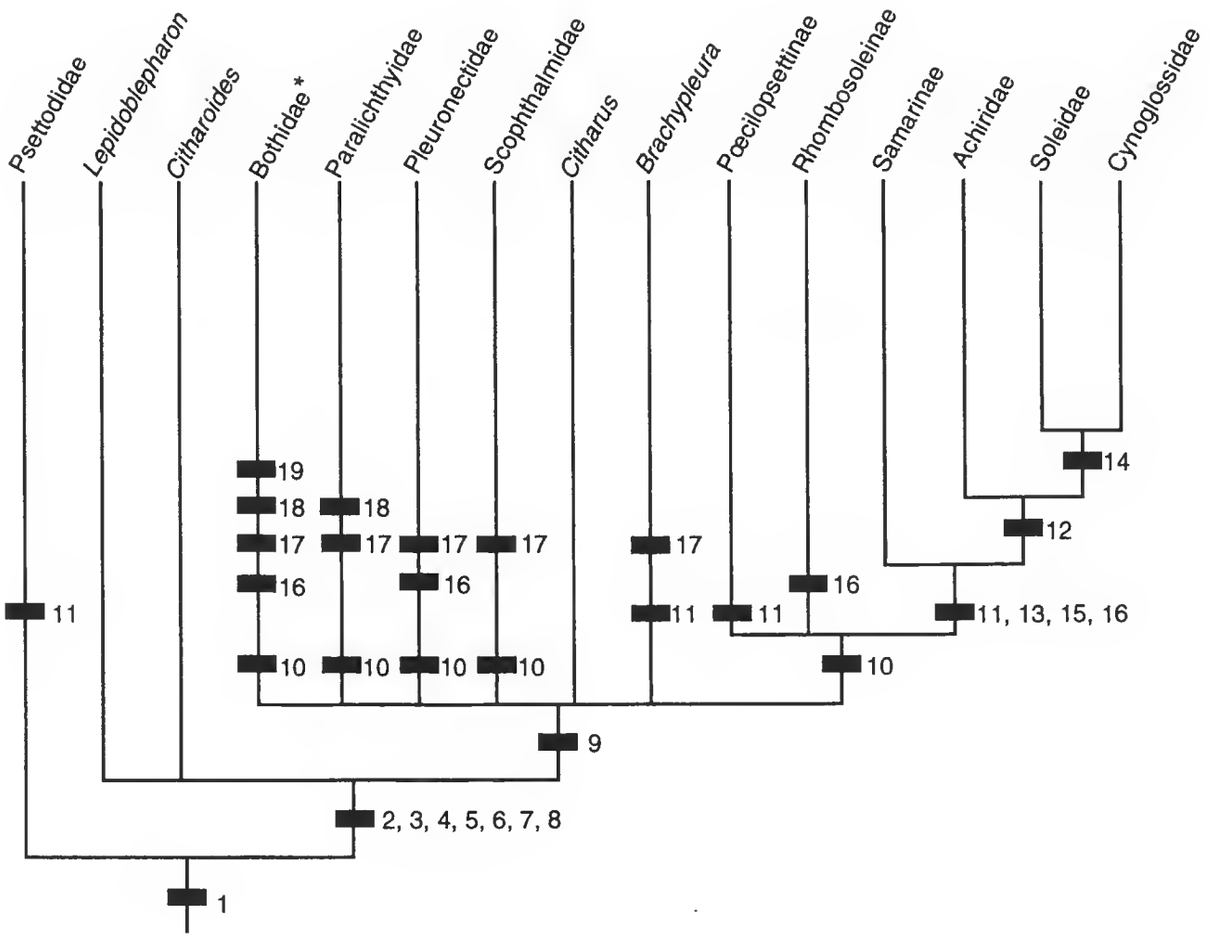



FIG. 7. — Position phylogénétique d'*Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. (= Bothidae) au sein des Pleuronectiformes. L'arbre phylogénétique représenté est modifié d'après CHAPLEAU (1993). La position de l'espèce fossile est indiquée par un astérisque (*). Chaque numéro indique la répartition de l'état apomorphe supposé d'un caractère (se référer au texte pour la légende des numéros).

dorsale s'étendant de manière parallèle au-dessus de la région orbitale), 14 (os de la série operculaire indentés) et 15 (absence de côtes pleurales) ne se rencontrent pas chez *Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. (la répartition de ces états de caractères au sein des Pleuronectiformes est précisée sur la figure 7).

Le caractère 16 se rencontre chez les Rhombosoleinae (sauf *Oncopterus, Psammodiscus* et *Azygopus*), les Achiridae, les Soleidae, les Cynoglossidae et les Pleuronectinae appartenant aux genres *Hysopsetta, Pleuronichthys*, chez deux espèces de *Pleuronectes* et *Microstomus* et chez *Laeops*, un genre de Bothidae.

Le caractère 17 existe chez *Brachypleura*, les Scophthalmidae, les Paralichthyidae (*Thysanopsetta* et *Tephrinectes* exceptés), les Bothidae (sauf *Mancopsetta*) et les Pleuronectinae.

Le caractère 18 est trouvé chez les Bothidae et chez les Paralichthyidae du groupe *Cyclopsetta*.

Le caractère 19, présence de myorhabdoi, est une apomorphie des Bothidae; *Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp., qui le possède, est un membre de la famille des Bothidae.

Quelle est la position d'*Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. au sein des Bothidae?

Dans la mesure où les relations phylogénétiques entre les sous-familles et les genres de Bothidae sont, à ce jour, problématiques (CHAPLEAU 1993), la recherche de la position phylogénétique précise d'*Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. à l'intérieur de cette famille est vaine. Cependant, différents caractères permettent de rapprocher, ou d'éloigner, *Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. de quelques genres actuels ou fossiles. *Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. se rapproche du genre *Laeops* par l'absence de dents sur le prémaxillaire zénithal (CHAPLEAU 1993). Mais il diffère des autres espèces de ce genre par sa formule vertébrale :

– chez *Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp., dix vertèbres précaudales et vingt-sept à vingt-huit vertèbres caudales;

– chez *Laeops nigromaculatus*, treize vertèbres précaudales et trente-sept vertèbres caudales;

– chez *Laeops kitahorae*, treize vertèbres précaudales, trente-neuf à quarante et une vertèbres caudales et par la structure de l'endosquelette caudal (AMAOKA 1969).

*Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. se distingue des autres Bothidae connus, fossiles et actuels, par la présence de gouttières rayonnantes sur les plaques hypurales. Ce caractère se retrouve chez deux espèces actuelles : *Psettina gigantea* et *Crossorhombus kobensis* (= *Scaeops kobensis*) (AMAOKA 1969). Mais elles diffèrent d'*Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. par :

– la formule vertébrale [chez *Crossorhombus kobensis* : dix vertèbres précaudales et vingt-quatre-vingt-six vertèbres caudales; chez *Psettina gigantea* : dix vertèbres précaudales et trente-deux-trente-trois vertèbres caudales (AMAOKA 1969)];

– la présence de dents sur le prémaxillaire oculé et la forme de l'urohyal (Fig. 5). Ce dernier caractère peut présenter une variabilité intraspécifique importante, mais celle-ci est surtout connue chez les Soleidae (DESOUTTER 1994).

En ce qui concerne les Bothidae fossiles, différentes espèces avaient été placées dans cette famille : *Eobothus minimus*, du Lutétien du Monte Bolca (BLOT 1980), *Eobothus vialovi*, de l'Eocène de l'Ouzbékistan (BERG 1941), *Eobothus singhi*, de l'Éocène du Rajahstan (Inde) (SAHNI & CHOUDHARY 1972), *Arnoglossus sauvagei* (= *Citharichthys oranensis* (ARAMBOURG 1927), étude en cours) du Messinien de Gabbro et d'Oran (LANDINI 1982). *Arnoglossus* sp., découvert dans les gisements de Gabbro et Scaparone (LANDINI 1982), serait un stade encore immature de *Arnoglossus sauvageus* (LANDINI 1982)], *Miobothus weissi*, du Badenien supérieur (Miocène

moyen) de St Margarethen (Autriche) (CHANET & SCHULTZ 1994), *Arnoglossus laterna*, *Bothus* sp., originaires du Pliocène de Fiume Marecchia (SORBINI 1988) et *Arnoglossus kessleri*, du Pliocène de Villa Potenza (SORBINI 1988).

Chacune de ces espèces diffère d'*Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. par leur formule vertébrale :

– *Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. : dix vertèbres précaudales et vingt-huit vertèbres caudales,

alors que :

– *Eobothus minimus* : neuf vertèbres précaudales et vingt vertèbres caudales;

– *Eobothus vialovi* : dix vertèbres précaudales et dix-neuf vertèbres caudales;

– *Eobothus singhi* : neuf vertèbres précaudales et dix-neuf vertèbres caudales;

– *Arnoglossus sauvagei* : dix vertèbres précaudales et vingt-six vertèbres caudales;

– *Miobothus weissi* : neuf vertèbres précaudales et vingt-quatre vertèbres caudales;

– *Bothus* sp. diffère d'*Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. non seulement par sa formule vertébrale (dix vertèbres pécaudales et vingt-six vertèbres caudales), mais aussi par la forme du corps et du crâne qui sont plus hauts chez le spécimen italien;

*Arnoglossus laterna* et *Arnoglossus kessleri* ont été superficiellement décrits (SORBINI 1988).

Les photographies fournies par SORBINI (1988, pls 27 et 44) montrent que l'urohyal de ces espèces est de forme différente. De plus, *Eobothus minimus*, *Eobothus vialovi* et *Eobothus singhi* sont des Bothidae douteux. Aucun myorhabdoï n'a jamais été décrit, ni observé, chez ces espèces, leur statut de Bothidae demande donc à être vérifié. Selon PATTERSON (1993), *Eobothus singhi* est un pleuronectiforme incertain. À ce jour, seuls *Miobothus weissi* et *Arnoglossus sauvageus* (étude en cours) sont des Bothidae fossiles indubitables. Ces espèces diffèrent d'*Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. par la forme de l'urohyal (Fig. 5), par l'absence de gouttières rayonnantes sur le parhypural et les plaques hypurales, et par la forme des mandibules. Des Bothidae fossiles juvéniles ont été identifiés dans le Messinien espagnol : *Arnoglossus abropteryx*, du Messinien de la Sierra Columbares, province de Murcie (GAUDANT 1992), *Arnoglossus sp.*, du Messinien de Nijar-Carboneras, Andalousie orientale (DE LA CHAPELLE & GAUDANT 1987) et *Arnoglossus* cf. *laterna*, du Messinien de Campos del Rio, province de Murcie (GAUDANT *et al.* 1994). Mais leur petite taille et la fragilité de leurs os, des indices de leur juvénilité, sont des entraves non seulement à la recherche de la position phylogénétique de ces espèces, mais aussi empêchent tout rapprochement entre les formes adultes et les formes juvéniles.

Ainsi *Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp. apparaît comme un taxon original et nouveau. La famille des Bothidae au Messinien autour de la Méditerranée présente une certaine diversité; deux espèces fossiles de Bothidae sont connues à ce jour dans le Messinien péri-méditerranéen : *Arnoglossus sauvagei* et *Oranobothus arambourgi* n.g. n.sp.

**Remerciements**

Je tiens à remercier Sylvie WENZ et Hervé LELIÈVRE pour les conseils qu'ils m'ont apportés dans la réalisation de ce travail, ainsi que François CHAPLEAU et Jean GAUDANT pour leur lecture attentive et les conseils qu'ils m'ont apportés pour améliorer cet article.

*Manuscrit soumis pour publication le 10 mars 1995 ; accepté le 20 décembre 1995.*

## RÉFÉRENCES


AMAOKA K. 1969. — Studies on the sinistral flounders found in the waters around Japan-Taxonomy, anatomy and phylogeny. *Journal of the Shimonoseki University of Fisheries* **18**: 65-340.

ARAMBOURG C. 1925. — Révision des poissons fossiles de Licata (Sicile). *Annales de Paléontologie* **14** : 39-132.

— 1927. — Les poissons fossiles d'Oran. *Matériaux pour la carte géologique de l'Algérie* (1, Paléontologie) **6** : 1-298.

BERG L. S. 1941. — *Eobothus vialovi* n.sp. an Eocene flatfish from the western Than-Shan. *Bulletin Akademia Nauka SSR*, Cl. math.-nat., (Biol.) **3**: 480-485.

BLOT J. 1980. — La faune ichthyologique des gisements du Monte Bolca (Province de Vérone, Italie) catalogue systématique présentant l'état actuel des recherches concernant cette faune. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4, C **4** : 339-396.

CHABANAUD P. 1940. — Étude complémentaire de la morphologie du téléostéen pleuronectoïde *Eobuglossus eocenicus*. *Bulletin de la Société géologique de France*, série 5, **10** : 17-23.

CHANET B. & SCHULTZ O. 1994. — Pleuronectiform fishes from the Upper Badenian (Middle Miocene) of St Margarethen (Austria). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien* **96** A: 95-115.

CHAPLEAU F. 1993. — Pleuronectiforms relationships: a cladistic reassessment. *Bulletin of Marine Science* **52** (1): 3-28.

DESOUTTER M. 1994. — Révision des genres *Microchirus*, *Dicologlossa* et *Vanstraelenia* (Pleuronectiformes, Soleidae). *Cybium* **18** (3) : 215-249.

DE LA CHAPELLE G. & GAUDANT J. 1987. — Découverte de deux nouveaux gisements de poissons fossiles messiniens dans le bassin de Nijar-Carboneas (Andalousie orientale) : signification paléoécologique et implications paléogéographiques. *Estudios geologicos* **43** : 279-297.

GAUDANT J. 1978. — Signification bathymétrique, paléoclimatique et paléogéographique de l'ichthyofaune marine du Miocène de la Méditerranée occidentale. Remarques préliminaires. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 3, C **518** : 137-148.

— 1992. — L'ichthyofaune messinienne de la Sierra Columbares (province de Murcia) : son intérêt pour l'interprétation du Messinien espagnol. *Paleontologia evolutiana* **24-25** : 219-228.

GAUDANT J., LOISEAU J. & OTT D'ESTEVOU P. 1994. — Découverte d'une frayère de poissons téléostéens dans le Messinien des environs de Campos del Rio (Province de Murcia, Espagne). *Revista Espanola de Paleontologia* **9**(1) : 37-50.

LANDINI W. 1982. — I Pleuronectiformi (Pisces Teleostea) fossili del Neogene italiano. *Atti della Societa Toscana di Scienze Naturali Residente in Pisa*, Memorie (A) **88**: 1-41.

LANDINI W. & SORBINI L. 1992. — Données récentes téléostéens du Miocène et du Pliocène d'Italie. *Geobios, Mémoire spécial* **14**: 151-157.

PATTERSON C. 1993. — Osteichthyes : Teleostei. *In* M. J. BENTON (ed.). *The Fossil Record* **2**: 621-656.

SAHNI A. & CHOUDHARY N. 1972. — Lower Eocene fishes from Barmer, Southwestern Rajasthan, India. *Proceedings of the Indian National Science Academy*, (A) **38** (3-4): 97-112.

SAUVAGE H. E. 1870. — Synopsis des Poissons tertiaires de Licata (Sicile). *Annales des Sciences naturelles, Zoologie et Paléontologie* (5) **14** (7) : 96.

SORBINI L. 1988. — Biogeography and climatology of Pliocene and Messinian fossil fish of Eastern-Central Italy. *Bollettino del Museo Civico di Storia naturale di Verona* **14**: 1-85.

*Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 4e série, **18**, 1996
Section C, n° 4 : 569-593

# *Mosasaurus hoffmanni*, le «Grand Animal fossile des Carrières de Maestricht» : deux siècles d'histoire

par Nathalie BARDET & John W. M. JAGT

**Résumé.** — En ce bicentenaire de son arrivée au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris, le «Grand Animal fossile des Carrières de Maestricht» est révisé d'un point de vue historique. L'analyse d'un échantillon de gangue associée au fossile a permis de déterminer sa provenance stratigraphique exacte au sein de la Formation Maastricht : il s'agit de l'horizon de Kanne, situé dans le tiers supérieur de la craie de Nekum, d'âge Maastrichtien supérieur. Le récit entourant la découverte du fossile et sa confiscation par les troupes révolutionnaires françaises, véhiculé par l'ouvrage de FAUJAS DE SAINT-FOND (1799) est démythifié. Le spécimen fut trouvé entre 1770 et 1774 et confisqué lors de la prise de Maastricht en novembre 1794. Il arriva à Paris au printemps de 1795, en même temps que G. CUVIER entrait au Muséum. La nature de «l'inconnu de Maastricht» fut discutée par les naturalistes de l'époque qui l'attribuèrent d'abord à un crocodile, puis à un cétacé. A. CAMPER révéla sa vraie nature, à savoir un lézard varanoïde marin gigantesque, et CUVIER confirma cette hypothèse en appliquant la méthode de l'anatomie comparée. Le mosasaure de Maastricht reçut plusieurs noms scientifiques mais c'est sous celui de *Mosasaurus hoffmanni* Mantell, 1829 qu'il faut le désigner. Ce lézard éteint joua un rôle dans l'œuvre de CUVIER, notamment concernant sa conception des catastrophes universelles. Il est suggéré que l'étude que CUVIER réalisa du mosasaure influença la conception du monde mésozoïque pendant plusieurs décennies, notamment l'idée que l'on se faisait d'autres «sauriens gigantesques» y compris les dinosaures.

**Mots-clés.** — Mosasaure, Maastricht, stratigraphie, histoire des Sciences.

## *Mosasaurus hoffmanni*, the "Grand Animal fossile des Carrières de Maestricht" : two centuries of history

**Abstract.** — For the bicentenary of its arrival at the Muséum national d'Histoire naturelle of Paris, the "*Grand Animal fossile des Carrières de Maëstricht*" is reviewed from a historical point of view. The analysis of a matrix sample associated to the fossil has permitted to determine its exact stratigraphical occurrence within the Maastricht Formation: it comes from the Kanne Horizon, located in the upper third of the Nekum Chalk, Late Maastrichtian in age. The story about the discovery of the fossil and its confiscation by the French revolutionary armies, conveyed by FAUJAS DE SAINT-FOND work (1799) is dismystified. The specimen was found between 1770 and 1774 and confiscated at the time of the taking of Maastricht, in November 1794. It arrived in Paris during the spring of 1795, at the same time as G. CUVIER entered the Museum. The nature of the "unknown animal of Maastricht" was discussed by several naturalists of that time who assigned it first to a crocodile then to a cetacean. A. CAMPER revealed its real nature, namely a gigantic marine varanoid lizard and CUVIER confirmed this hypothesis, using comparative anatomy. The Maastricht mosasaur has received several scientific names but *Mosasaurus hoffmanni* Mantell, 1859 should be applied. This extinct lizard played a role in the work of CUVIER, notably in his conception of universal catastrophes. It is suggested that the mosasaur studied by Cuvier has influenced the conceptions of the Mesozoic world during several decades, notably the perception of other "gigantic saurians", including the dinosaurs.

**Key-words.** — Mosasaur, Maastricht, Stratigraphy, History of Sciences.

N. BARDET, *laboratoire de Paléontologie des vertébrés, université Pierre et Marie Curie, URA 1761 du CNRS, case 106, 4 place Jussieu, F-75252 PARIS cedex 05.*

J. W. M. JAGT, *Natuurhistorisch Museum Maastricht, de Bosquetplein 6-7, postbus 882, 6200 AW MAASTRICHT.*

## INTRODUCTION

Parmi les divers groupes de reptiles qui peuplèrent les mers du Mésozoïque, les mosasaures sont sans conteste les plus attrayants sous bien des aspects. Ces lézards varanoïdes, regroupés dans la seule famille des Mosasauridae, se caractérisent par une existence « brève », limitée au Crétacé supérieur, du Turonien au Maastrichtien. Durant cet intervalle, les mosasaures connurent une diversification intense, étant représentés dans le registre fossile par plus d'une cinquantaine d'espèces regroupées dans vingt genres et trois sous-familles. Ils se caractérisent également par une grande variété de formes souvent de grande taille (jusqu'à dix-sept mètres de long), des types écologiques divers et une répartition paléogéographique cosmopolite (RUSSELL 1967).

Un autre aspect qui contribue à l'attrait exercé par les mosasaures est celui du contexte historique de leurs premières découvertes. D'une part, le fait que les mosasaures comptent parmi les premiers restes conséquents de reptiles mésozoïques découverts, à une époque coïncidant avec le développement de la paléontologie des vertébrés n'est pas sans influence sur l'histoire ultérieure de cette discipline. D'autre part, l'histoire de la découverte des mosasaures est indissociable à bien des égards d'un fossile célèbre, surnommé « le Grand Animal fossile des Carrières de Maestricht » par CUVIER. Bien que ce spécimen, un des tout premiers mosasaures à avoir été découvert, ait été abondamment cité dans la littérature, plusieurs détails historiques demeuraient jusqu'à présent imprécis, voire inexacts. Ce sont ces faits historiques et non l'étude systématique du spécimen qui sont privilégiés dans ce travail. Nous nous sommes également attachés à cerner le lieu de sa découverte et surtout à déterminer sa provenance stratigraphique précise. Puis, le parcours du fossile de Maastricht jusqu'à Paris, ainsi que les différentes étapes de sa détermination et de sa classification sont retracés. Enfin, la place du spécimen fossile dans l'œuvre de CUVIER, ainsi que l'influence de l'étude du mosasaure par CUVIER sur l'histoire ultérieure de la paléontologie des vertébrés sont discutées.

## LA MONTAGNE SAINT-PIERRE, BERCEAU DU MOSASAURE

La montagne Saint-Pierre (Sint-Pietersberg en hollandais) est un imposant promontoire crayeux situé aux portes méridionales de la ville de Maastricht[1], limité à l'est par la Meuse (Maas) et à l'ouest par le ruisseau du Jaar (Jeker) (Fig. 1). Depuis la conquête romaine, cette montagne et les collines avoisinantes sont exploitées de façon intensive pour leur roche. En effet, le tuffeau qui les compose présente la double propriété d'être naturellement très friable à l'extraction, puis de durcir au contact de l'air. D'où sa double utilisation comme engrais, sous forme pulvérulente, et comme pierre de taille. L'exploitation de cette ressource a ainsi transformé au fil du temps la montagne Saint-Pierre en un vaste labyrinthe de galeries étendues sur plusieurs kilomètres et plusieurs niveaux (Fig. 2).

1. En français ancien, Maastricht s'écrivait Maestricht, Maëstricht ou encore Mastricht.

De plus, l'intensité d'extraction de ce sédiment a parallèlement entraîné la découverte de nombreux fossiles, tant d'invertébrés que de vertébrés, dont le plus célèbre est le « Grand Animal fossile des Carrières de Maëstricht ». C'est ainsi que cette ville devint au XVIII^e siècle un lieu

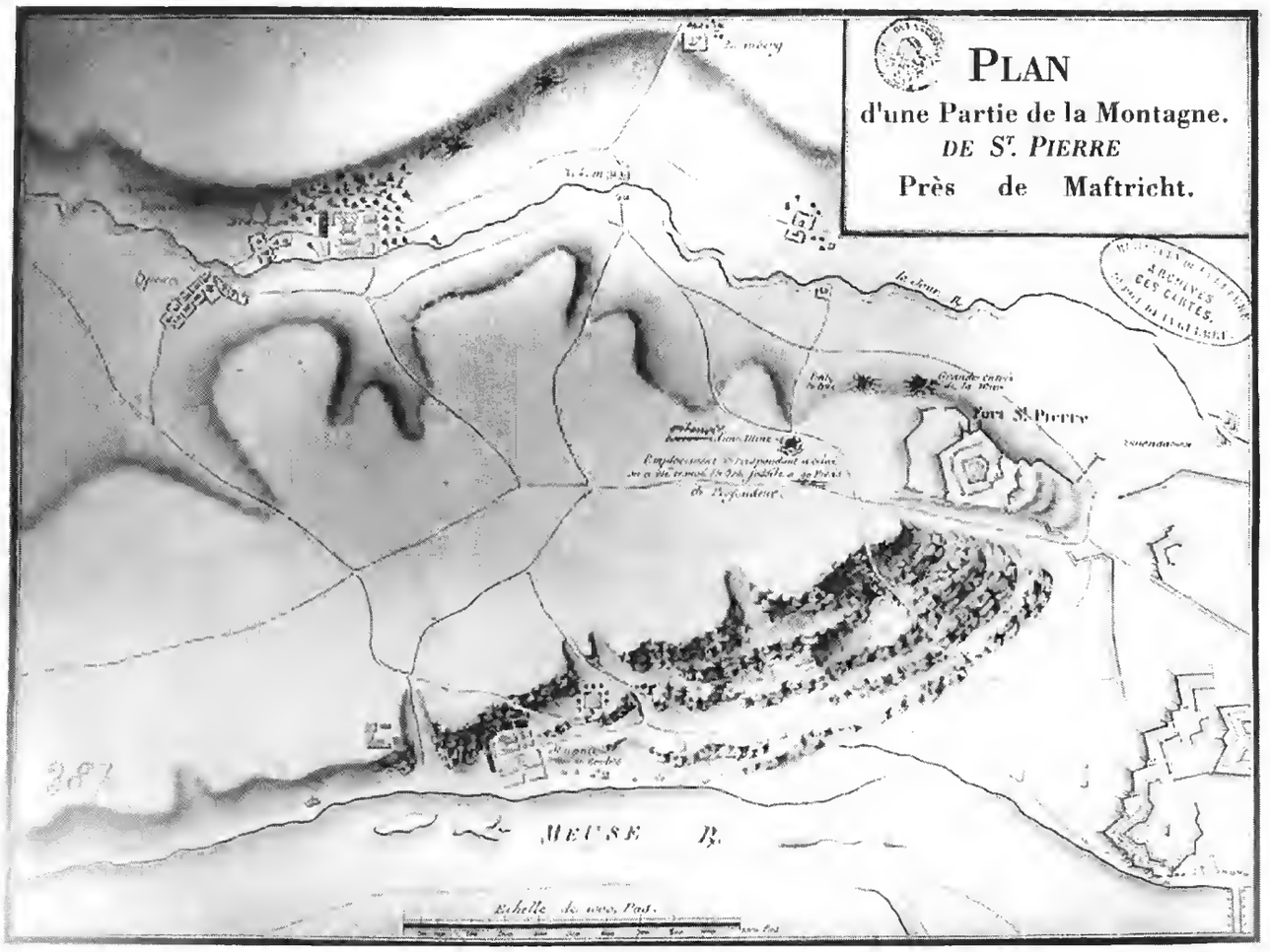



FIG. 1. — « Plan d'une Partie de la Montagne de St. Pierre, près de Maftricht » (1793). L'annotation « entonoir d'une mine » correspond à l'emplacement où a été découvert le crâne du mosasaure. © Ministère de la Défense – Service historique de l'armée de terre, Paris.

réputé dans toute l'Europe pour la quantité et la qualité de conservation des restes fossiles extraits de la montagne voisine. Le passage suivant témoigne de la découverte précoce de fossiles dans la région :

« Toute la Montagne St Pierre est aproprement parler un moelon couvert de terre ; la facilité de le réduire en sable, les cornües ou gros cailloux en quantitté et diversement épars, et les coquilles de mers qu'on y trouve, persuadent à bien des gens que ce cube n'est autre qu'un morceau de sable que la nature du terrain et les tems ont condensé » (VERVILLE 1748).

Malgré l'ancienneté de l'exploitation et la découverte fréquente de fossiles, il semblerait que leur récolte effective, notamment celle de vertébrés, n'ait commencé que vers 1766, grâce à l'engouement du major DROUIN puis du docteur HOFFMANN, tous deux collectionneurs renommés de la région. C'est vers cette fin de XVIII^e siècle que fut trouvé le «Grand Animal de Maestricht». S'il existe d'abondantes descriptions des carrières de la montagne Saint-Pierre, berceau du mosasaure (FAUJAS DE SAINT-FOND 1799; CUVIER 1808; BORY DE SAINT-VINCENT 1821), son lieu de découverte et sa position stratigraphique restaient jusqu'à présent connus de façon très imprécise.

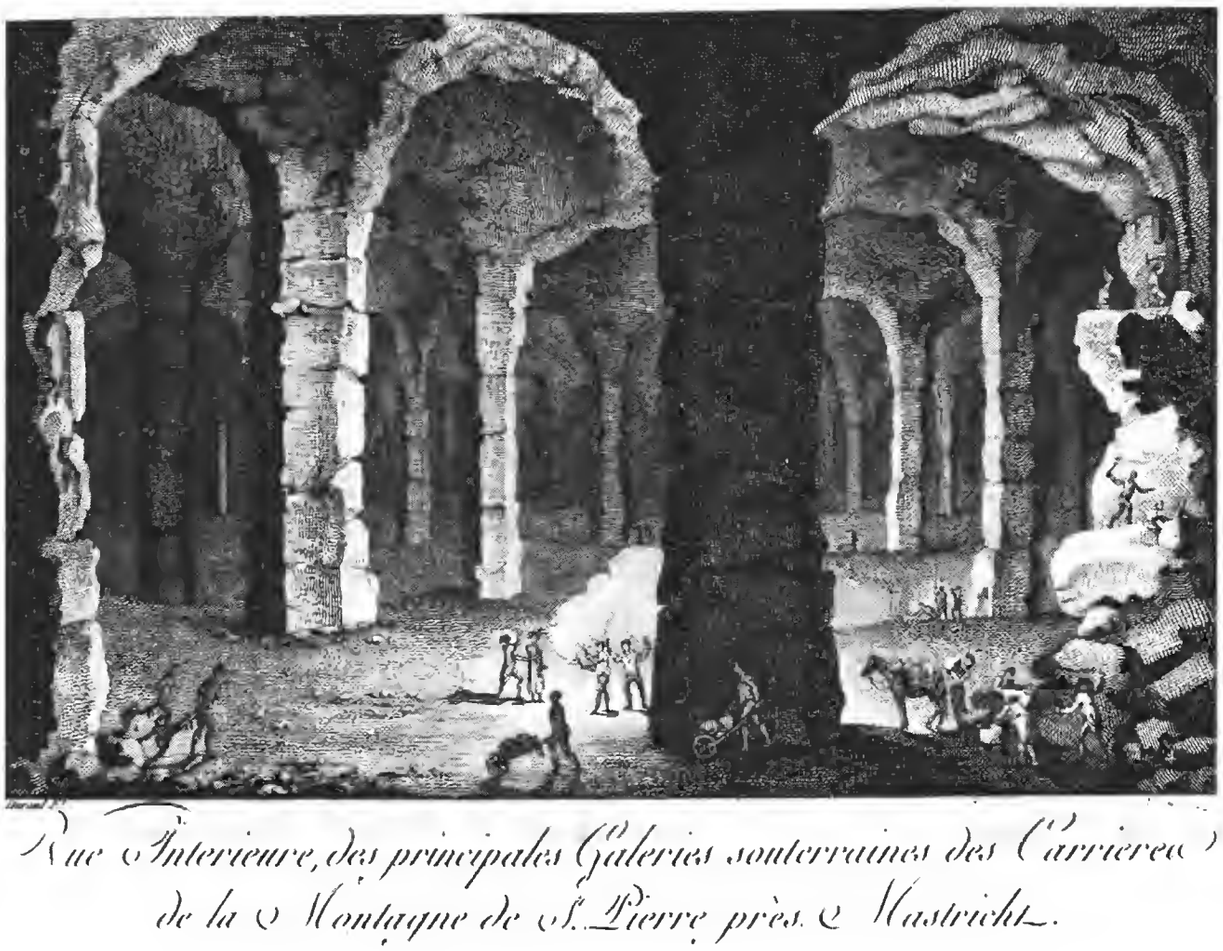



FIG. 2. — Galeries souterraines des carrières de la montagne Saint-Pierre de Maastricht, d'après FAUJAS DE SAINT-FOND (1799, pl. III).

Concernant le lieu de découverte du «Grand Animal fossile», il est d'autant plus difficile à localiser que les carrières actuelles n'ont plus la même configuration qu'au XVIII^e siècle (certaines parties se sont effondrées ou ont été dynamitées). Notons tout d'abord que lorsqu'on visite aujourd'hui les carrières de la montagne Saint-Pierre de Maastricht, le lieu de découverte présumé du mosasaure est montré aux visiteurs. Malheureusement, aucun document historique qui per-

mettrait de le confirmer n'a pour l'instant été retrouvé. D'autre part, une carte manuscrite datée de 1793 et intitulée « Plan d'une Partie de la Montagne de St. Pierre, près de Mastricht » indique le lieu de découverte du fossile avec la mention « Entonoir d'une mine. Emplacement correspondant à celui où a été trouvé la Tête fossile à 90 pieds de profondeur » (Fig. 1). FAUJAS DE SAINT-FOND (1799 : 37) reproduit un plan apparemment copié sur celui de 1793, sans toutefois indiquer le lieu de découverte du mosasaure (est simplement mentionné « Entonoir de mine »). On peut lire respectivement dans son chapitre intitulé « Tête du crocodile » et sur la planche correspondante :

« Ce fut dans une des galeries de la montagne Saint-Pierre de Maestricht, à la distance de cinq cent pas environ de la grande entrée, que des ouvriers occupés à tirer des pierres, en 1770, reconnurent à six pieds de hauteur dans la carrière qu'ils exploitoient, le reste de la tête d'un grand animal encastré dans le massif de la pierre; ce qui leur parut très remarquable » (FAUJAS DE SAINT-FOND 1799 : 59).

« Machoire fossile de 4 pieds de longueur. Trouvé en 1780, dans le massif des carrières de St. Pierre, près de Mastricht, à plus de 90 pieds de profondeur. Ce monument précieux des Révolutions du Globe, est regardé par quelques Naturalistes, comme provenu d'un Cétacé inconnu, et par d'autres, comme les restes d'un Crocodile dont l'espèce est perdue » (FAUJAS DE SAINT-FOND 1799, légende de la pl. IV).

La distance entre l'« entonoir de mine » et la grande entrée de la carrière, mesurée sur la carte de 1793 correspond à peu près à celle indiquée par FAUJAS DE SAINT-FOND (1799). Il paraît donc fort probable que les indications de distance (500 pas de la grande entrée) et de profondeur (90 pieds) indiquées par FAUJAS DE SAINT-FOND aient été toutes deux extraites de la carte de 1793.

Concernant la provenance stratigraphique du fossile, seuls quelques auteurs tels que UBAGHS (1879) et DOLLO (1924) donnèrent quelques détails, bien que ceux-ci concernaient en fait l'espèce plus que le spécimen lui-même. Pour UBAGHS (1879 : 61), le *Mosasaurus Campéri* provient de la partie supérieure du tuffeau de Maastricht. Pour DOLLO (1924 : 204), *Mosasaurus giganteus* est présent dans le tuffeau à *Hemipneustes striatoradiatus*, avec *Belemnitella mucronata* jusqu'au sommet et contenant simultanément *Nautilus danicus* et *Scaphites constrictus*. En définitive, la présence sur le même bloc que le mosasaure de l'échinoïde *Hemipneustes striatoradiatus* suggère déjà qu'il provient du tiers supérieur de la craie de Nekum, datée du Maastrichtien supérieur (FELDER 1975).

Afin de déterminer définitivement l'âge du spécimen, un échantillon de gangue a été prélevé sur le bloc conservé au Muséum national d'Histoire naturelle de Paris et analysé par l'ingénieur P. J. FELDER (Maastricht). L'échantillon a été extrait près de la branche mandibulaire gauche et correspond à la couche située directement sous le fossile. Les bioclastes de taille comprise entre 1 et 2,4 mm ont été comptés et les résultats obtenus comparés au profil standard des bioclastes de la carrière ENCI (Pays-Bas). Les résultats obtenus permettent de dire que le bloc contenant le mosasaure provient des sédiments situés directement sous ou à l'intérieur de l'Horizon de Kanne, qui se situe dans le tiers supérieur du Membre de Nekum, lui-même localisé dans la partie supérieure de la Formation Maastricht, zone à *Belemnitella junior*, Maastrichtien supérieur (Fig. 3, FELDER & JAGT en prép.).

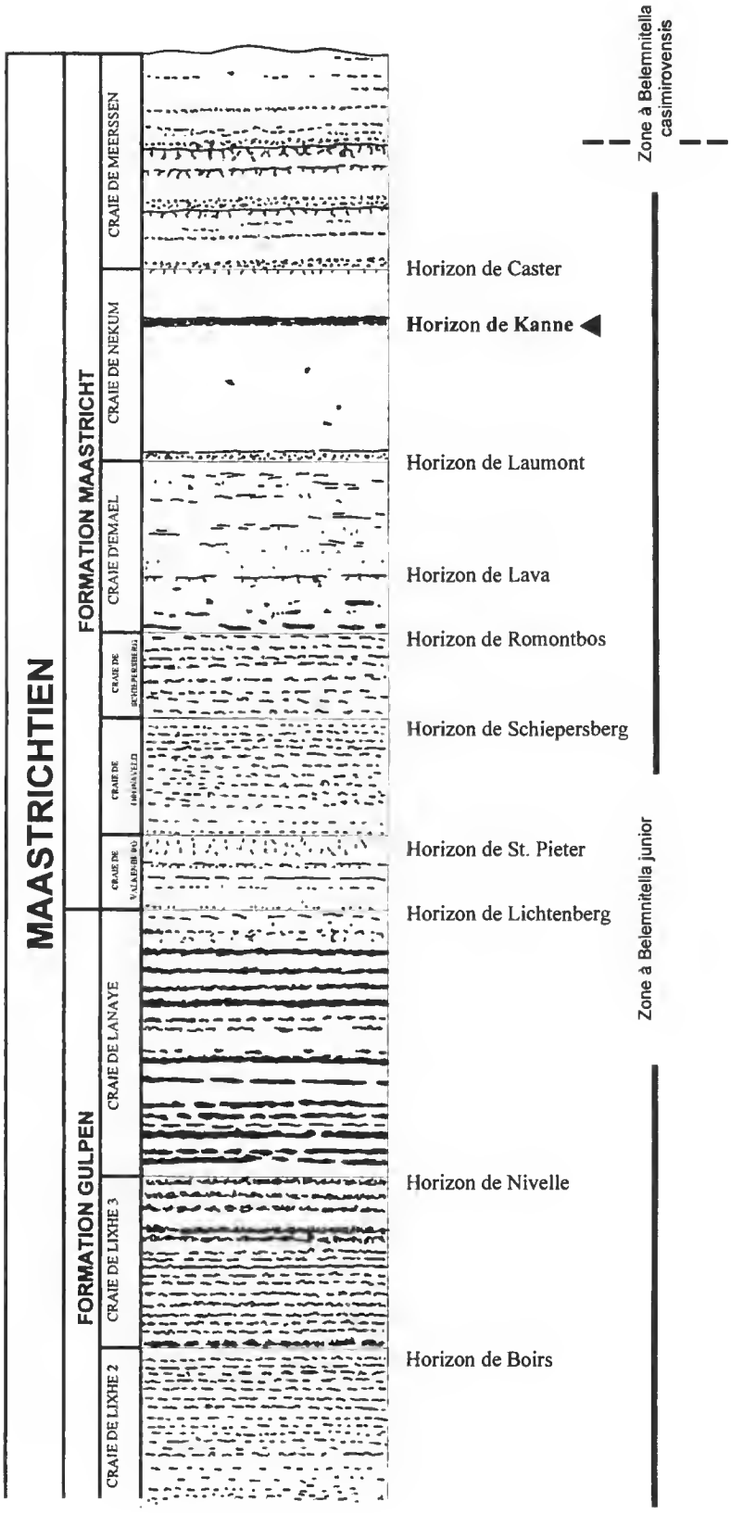



FIG. 3. — Localisation stratigraphique du mosasaure de Maastricht. Le spécimen provient du tiers supérieur de la Craie de Nekum, d'âge Maastrichtien supérieur.

## DES CARRIÈRES DE MAASTRICHT AU MUSÉUM DE PARIS

D'après la littérature, les dates de 1770 et de 1780 sont les plus souvent citées en ce qui concerne la découverte du spécimen. Pour ne citer que quelques auteurs anciens, P. CAMPER (1786), BORY DE SAINT-VINCENT (1819, 1821) et MANTELL (1851) situent la découverte en 1770 tandis que CUVIER (1808), UBAGHS (1879) et WILLISTON (1898) mentionnent 1780. OWEN (1851), quant à lui, indique 1766, date qui correspond à la découverte des tout premiers restes de mosasaures, à savoir des mâchoires incomplètes. Ces restes furent acquis par le major DROUIN, militaire à Maastricht et collectionneur de fossiles, qui céda en 1784 sa collection au Teylers Museum de Haarlem (FAUJAS DE SAINT-FOND 1799) où ils sont toujours conservés. À la suite du travail de VAN REGTEREN ALTENA (1956), privilégiant 1780 à partir de l'étude des collections de fossiles répertoriées à Maastricht au XVIII^e siècle, cette date a été reprise par les auteurs plus récents (par exemple RUSSELL 1967). En fait, il semble que la confusion initiale à ce sujet provienne de l'ouvrage de FAUJAS DE SAINT-FOND (1799) où les dates de 1770 et de 1780 sont tour à tour mentionnées (FAUJAS DE SAINT-FOND 1799 : 59 et pl. IV en regard; voir citations plus haut).

Des recherches récentes excluent définitivement la date de 1780 et situent la découverte avant 1774, sans pour autant favoriser 1770 (DE GRAAF & ROMPEN 1995; LEVER 1995). En effet, trois ouvrages datés respectivement de 1774 (publié en 1777), 1777 et 1778 (publiés en 1780) mentionnent déjà des découvertes qui pourraient correspondre à celle du « Grand Animal de Maestricht » :

« Les pétrifications d'animaux terrestres sont très rares. On assuroit d'avoir déterré des crocodilles dans les cavières des environs de Mastricht : mais après des informations prises auprès de M. Hofman, chirurgien célèbre à Mastricht, qui passoit pour les avoir dans son magnifique cabinet, j'ai appris qu'au lieu de crocodilles, ce n'étoit que des machoires de quelques gros poissons, qu'on soupconne d'être des baleines » (LIMBOURG 1777 : 410).

« Je ne puis omettre de parler ici de ce prétendu squelette de crocodile, découvert passé quelques années dans la montagne de S. Pierre près de Maestricht, & qu'on a su ensuite avoir appartenu à l'épaulard ou dorque, en latin *orca*, espèce de baleine que les Anglois appellent *witlepoole* » (LAUNAY 1780 : 534-535).

« L'on a attribué aux crocodiles, certaines têtes que l'on rencontre dans la montagne de St. Pierre à Maestricht, par rapport à une légère ressemblance avec celle de ces amphibies. [...] Mr. Hoffman de Maestricht a de ces dents naturelles qui sont les analogues de celles trouvées pétrifiées à la Montagne de St. Pierre, qui appartiennent à des cachalots » (WITRY 1780 : 41).

La découverte d'un des tout premiers reptiles mésozoïques dans une Europe révolutionnaire où la paléontologie des vertébrés était alors balbutiante, suffisait à assurer la réputation du fossile. Ultérieurement, deux ouvrages accrurent encore sa célébrité, à savoir le récit historique de FAUJAS DE SAINT-FOND (1799) et l'étude systématique de CUVIER (1808).

L'histoire contée par FAUJAS DE SAINT-FOND (1799 : 59-62) peut être résumée comme suit : Lorsque HOFFMANN[2], chirurgien de la garnison de la ville et collectionneur de fossiles réputé

2. Une biographie de J. L. HOFFMANN (1710-1782) est donnée par LEVER (1995).

de la région, eut vent de l'insolite découverte, il récompensa les ouvriers carriers pour le dégagement de la pièce et l'ajouta à sa collection (Fig. 4). Mais, par la suite, le chanoine de la ville, nommé GODDING[3], attiré par la valeur du précieux fossile, en revendiqua la possession, en tant que propriétaire du terrain sus-jacent à la galerie où il avait été découvert. Il engagea un procès contre HOFFMANN, que ce dernier perdit. Le chanoine devint alors le nouveau propriétaire du fossile qu'il installa dans sa maison, située près du fort Saint-Pierre, forteresse militaire accrochée aux flancs de la montagne Saint-Pierre. HOFFMANN mourut en 1782 sans avoir pu récupérer son bien. En 1795, les armées révolutionnaires françaises alors aux portes de Maastricht, étaient prêtes à assiéger la ville. Le général qui commandait l'armée avait été informé de l'existence du précieux fossile. Il donna alors l'ordre de bombarder la ville et le fort Saint-Pierre mais d'épargner la maison du chanoine afin de s'emparer de la relique. Averti de la manœuvre, GODDING emporta de nuit le crâne et le mit en lieu sûr dans la ville. Le général offrit alors à ses soldats une récompense de 600 bouteilles de vin à qui lui rapporterait le fossile. La ville fut fouillée de fond en comble et une douzaine de grenadiers ne tardèrent pas à le rapporter.

FIG. 4. — Enlèvement de la tête du mosasaure des carrières de Maastricht, d'après FAUJAS DE SAINT-FOND (1799). On peut supposer que le deuxième personnage à partir de la gauche représente le Dr HOFFMANN.

En fait, si le fond de l'histoire, à savoir l'affrontement entre les propriétaires successifs du mosasaure et sa confiscation ultérieure par les armées révolutionnaires, est vérifiable d'un point de vue historique (DE GRAAF & ROMPEN 1995; LEVER 1995), il est vraisemblable que le récit de FAUJAS DE SAINT-FOND ait été volontairement enjolivé. En effet, Rosa GODDING, nièce du

3. L'orthographe correcte de ce nom est GODDING et non GODIN ou GODDIN comme cela apparaît souvent dans la littérature francophone.

chanoine, réfuta la version des faits proposée par FAUJAS DE SAINT-FOND sans que malheureusement aucune preuve écrite ne vienne étayer ses dires (P. ROMPEN com. pers.). De plus, parmi la centaine de rapports militaires d'époque détaillant les opérations du siège de Maastricht[4], aucun ne fait allusion aux détails mentionnés par FAUJAS DE SAINT-FOND tels que la maison de GODDING miraculeusement épargnée par les bombardements ou les six cents bouteilles de vin promises. Il est donc possible que le récit de FAUJAS DE SAINT-FOND ait été utilisé comme matière à propagande pour vanter les mérites des armées révolutionnaires. Certains passages du texte de FAUJAS tendraient à accréditer cette hypothèse :

> « Ce récit très exact ne doit pas être regardé comme étranger à l'histoire naturelle ; car le crocodile de Maestricht étant à présent dans le Muséum de Paris, les circonstances qui l'y ont amené méritoient d'être connues, surtout lorsqu'on examine que cette conquête, fruit de la valeur des troupes françoises, prouve que ces excellents soldats ont toujours su apprécier et respecter les monumens et tous les objets qui tiennent aux sciences, et qu'ils ont prouvé mille fois depuis, que la même considération pour les beaux-arts les a toujours animés ; circonstance à jamais mémorable dans une guerre aussi terrible » (FAUJAS DE SAINT-FOND 1799 : 62).

En outre, l'inexactitude la plus flagrante relevée dans le texte de FAUJAS DE SAINT-FOND, et que l'on retrouve dans la plupart des travaux ultérieurs traitant du mosasaure de Maastricht, concerne la date de la prise de Maastricht qui est située en 1795 et non en 1794 (FAUJAS DE SAINT-FOND 1799 : 61). On peut supposer qu'il s'agit d'un *lapsus calami* de la part de FAUJAS DE SAINT-FOND, qui était Commissaire des Sciences pour l'armée du Nord lors des campagnes de l'automne et de l'hiver 1794. D'autre part, à ce récit déjà déformé se sont rajoutés au fil du temps et au gré des auteurs des détails fantaisistes qui finirent par transformer cette histoire en véritable légende. Pour ne citer que les exemples les plus courants, le général PICHEGRU est généralement associé à la prise de Maastricht, située dans le cadre de la campagne du Nord (OWEN 1851 ; WILLISTON 1898 ; DESMOND 1975). Or, la ville de Maastricht fut assiégée par l'armée dite de Sambre-et-Meuse durant l'automne 1794 et prise le 4 novembre 1794. À l'époque, plusieurs armées françaises évoluaient conjointement sur tout le front du Nord, de l'armée du Nord la plus septentrionale commandée par PICHEGRU à celle du Rhin la plus méridionale dirigée par KLÉBER, en passant par celle de Sambre-et-Meuse sous les ordres de JOURDAN (CLERGET 1905). La prise de Maastricht fut menée par le général KLÉBER revenu de Düsseldorf renforcer les troupes des généraux DUHESME et MARESCOT déjà sur place, tandis que PICHEGRU se trouvait en campagne plus au nord, et ce de façon presque continue entre février 1794 et mars 1795 (HARDY 1878 ; CLERGET 1905). La conséquence de ce détail, au demeurant sans importance pour l'affaire qui nous préoccupe, est que PICHEGRU ne se trouvait pas au siège de Maastricht !

Après la prise de Maastricht, le « Grand Animal » devint, au même titre que d'autres objets d'art et d'histoire naturelle, un des multiples trophées de guerre qui allait bientôt prendre le chemin de Paris. Le fossile semble avoir été définitivement confisqué par les armées révolutionnaires le 8 novembre 1794. VAN SCHAIK (1938 : 383) cite à ce sujet une lettre de GILLET[5],

---

4. Les documents référencés sous la cote « Article 14 – Maestricht » ont été consultés au Service historique de l'armée de terre du ministère de la Défense (Vincennes).

5. Cette lettre de GILLET, mentionnée par SCHAIK (1938) sous la référence « Article 14 » précédemment citée n'a pu être retrouvée.

TABLEAU 1. — Chronologie des principaux évènements survenus au spécimen de Maastricht depuis sa découverte.

| DATES | ÉVÉNEMENTS |
|---|---|
| 1770 – 1774? | Découverte du crâne fossile. HOFFMANN en est le premier propriétaire. |
| 1770 – 1782? | Procès entre HOFFMANN et GODDING. GODDING devient le deuxième propriétaire du fossile. |
| 4 novembre 1794 | Prise de Maastricht par les armées révolutionnaires françaises. |
| 8 novembre 1794 | Confiscation du crâne fossile par les armées révolutionnaires. |
| 12 novembre 1794 | Décret de la Convention nationale annonçant l'envoi du crâne au Muséum de Paris. |
| 9 décembre 1794 | Étiquetage du crâne pour l'envoi à Paris. |
| 5 février 1795 | Un convoi contenant le crâne fossile quitte Maastricht. |
| 23 février 1795 | Le convoi arrive à Paris avec ordre de déposer les caisses au Muséum de Paris. |
| 23 juin 1795 | Des commissaires (dont CUVIER) sont nommés pour inventorier et ouvrir les caisses. |
| 1795 – 1796? | Le crâne est exposé au public dans l'ancienne galerie de géologie et minéralogie du Muséum d'Histoire naturelle, Paris. |
| 1799 | Publication de l'ouvrage de FAUJAS-SAINT-FOND sur la montagne Saint-Pierre. |
| 1808 | Publication de l'article de CUVIER « Sur le Grand Animal fossile des Carrières de Maestricht ». |
| 1898 | Le mosasaure est exposé au public dans la galerie de paléontologie du MNHN. |

représentant du Comité de salut public, datée de ce jour, en rapport au siège de Maastricht, où il est fait allusion à la confiscation de la fameuse tête de crocodile.

La chronologie ultérieure du transport du crâne fossile de Maastricht à Paris a pu être retracée en détail à partir de documents historiques conservés aux Archives nationales de Paris (Tableau 1). Ainsi, dès le 12 novembre 1794, un décret de la Convention nationale annonce l'envoi du crâne fossile au Muséum de Paris :

« 22 Brumaire an III : Décret portant que la tête du crocodile trouvée à Maëstricht sera envoyée au Museum d'histoire naturelle » (Collection générale des décrets rendus par la Convention nationale, Paris, Mois Brumaire, an III, 124).

Le 9 décembre 1794, le crâne est prêt à partir pour Paris et est inventorié avec l'étiquette suivante : « *Aangeboden aan de Franse Regering door deken Godding van Maastricht* » [offert au gouvernement français par le chanoine GODDING de Maastricht] (P. ROMPEN com. pers.).

Il s'écoule cependant encore deux mois avant qu'un convoi transportant entre autres le spécimen fossile ne quitte Maastricht le 5 février 1795 :

« Le 17 pluviose, soixante-dix-neuf caisses de livres ont été envoyées de Maestricht, ainsi que plusieurs caisses d'échantillons d'histoire naturelle, du nombre desquels est la tête pétrifiée du crocodile et une caisse remplie de bêches et de pioches » (Procès-verbaux de la commission temporaire des Arts, Paris, livre I, 688).

Le convoi semble être arrivé à Paris le 23 février 1795, au vu du texte suivant :

« 5 ventose III : Un citoyen demande où il doit conduire un convoi d'objets d'histoire naturelle qu'il a été chargé d'escorter de Maestricht à Paris. La commission arrête que ces caisses seront déposées au Museum d'Histoire naturelle » (Procès-verbaux de la commission temporaire des Arts, Paris, livre II, 136).

Après l'arrivée des objets, il est fait allusion le 24 avril (5 floréal III) à l'inventaire des caisses qui reste à faire (Procès-verbaux de la commission temporaire des Arts, Paris, livre II, 226n). Enfin, le 23 juin, des commissaires, au nombre desquels se trouve CUVIER, sont nommés pour assister à l'ouverture des caisses :

« 5 Messidor III : La même commission invite celle des Arts à nommer des commissaires pour assister, conjointement avec ceux qu'elle vient de nommer, à l'ouverture des caisses arrivées de Hollande et remplies d'objets d'Histoire naturelle. La commission nomme à cet effet les citoyens Cuvier, Millin, Lannoy, Thillaye et Foucon » (Procès-verbaux de la commission temporaire des Arts, Paris, livre II, 277).

Au vu de cette chronologie des événements, il aura donc fallu près de six mois entre le moment où les armées françaises s'emparèrent du mosasaure et celui où l'on décida d'inventorier les pièces rapportées de Maastricht. C'est donc en ce début d'année 1795 que le mosasaure intégra les collections du Muséum de Paris. Or, c'est également au printemps de l'année 1795 que Georges CUVIER arriva de Normandie et vint s'installer à Paris, où il entra au Muséum à la chaire des animaux comme suppléant de MERTRUD (LAURENT 1987). C'est donc par le plus pur des hasards que le prestigieux fossile et le célèbre anatomiste intégrèrent le Muséum de Paris à la même époque, en ce début d'année 1795 !

Après son arrivée au Muséum de Paris, le mosasaure fut déposé et exposé au public dans la galerie de géologie et de minéralogie :

« Genre *Mosasaurus* (mosasaure).

On observe ici divers ossements de cet animal. Les armoires 8.A et 8.B contiennent en particulier une pièce unique et des plus remarquables que l'on connaisse de ce genre : c'est une portion de tête, qui a été trouvée dans la chaux carbonatée crayeuse de Maëstricht. La masse totale, comprenant plusieurs os, a plus de 1,20 m de long, sur 0,71 m de haut » (HUGARD 1855 : 178-179).

À cette époque, la chaire de paléontologie n'existant pas encore (elle ne fut créée qu'en 1853), les collections de fossiles (notamment de vertébrés) qui se trouvaient dans la galerie de géologie et minéralogie dépendaient de la chaire des animaux (qui deviendra en 1802 la chaire d'anatomie comparée dirigée par CUVIER). C'est pour cela que le mosasaure de Maastricht est inventorié dans les collections d'anatomie comparée sous le numéro MNHN AC 9648 :

« Armoire n° 41. Pièces isolées.

Ossements du *Mosasaurus*, ou Grand animal de Maëstricht ; trouvés dans la Chaux carbonatée crayeuse des carrières de Maëstricht à plus de 30 mètres de profondeur.

**9648.** Grande portion de tête. – En outre sur le même calcaire : un humérus et sept pièces détachées de la tête portant des n^os^ indiquant l'endroit où elles étaient primitivement fixées » (Muséum d'Histoire naturelle – Anatomie comparée – Catalogue des ossements fossiles de vertébrés placés dans les galeries de géologie et minéralogie, 1861, volume 2, 1421, Paris).

Lors de l'ouverture en 1885 de la première et modeste galerie de paléontologie, le mosasaure n'y fut pas transféré, de sorte qu'il ne figura pas parmi les trente-deux pièces rares et des plus curieuses alors exposées au public (FISCHER 1885). Ce n'est qu'à partir de 1898, date d'inauguration des nouvelles et spacieuses galeries du Muséum (anatomie comparée et paléontologie) que le mosasaure fut transféré et intégra la galerie de paléontologie (GLANGEAUD 1898) où il se trouve encore de nos jours (Fig. 5).

FIG. 5. — « Le Grand Animal fossile des Carrières de Maestricht », spécimen type (MNHN AC. 9648, Paris) de *Mosasaurus hoffmanni* Mantell, 1829.

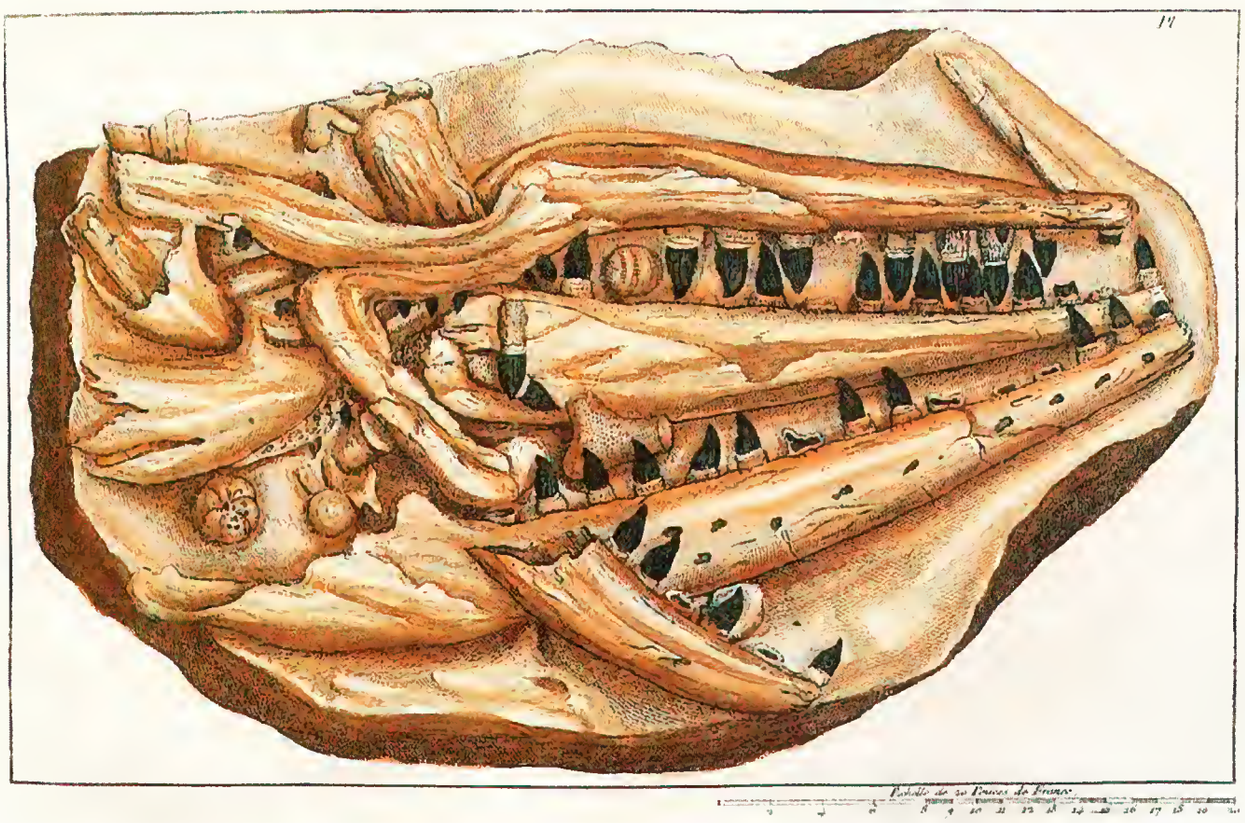


FIG. 6. — Représentation du crâne fossile du mosasaure des carrières de Maastricht, d'après BUC'HOZ (1782, pl. 66). © Bibliothèque centrale, Muséum national d'Histoire naturelle de Paris. Le crâne est inversé à cause du procédé de reproduction de la lithographie originelle.

# DE « L'INCONNU DE MAËSTRICHT » À *MOSASAURUS HOFFMANNI*

Le mosasaure de Maastricht étant l'un des tout premiers restes conséquents de reptile mésozoïque découvert, les naturalistes de l'époque eurent peu d'éléments de comparaison pour inscrire cet animal dans le système linnéen de classification. Déjà en 1766, la découverte de restes de mâchoires similaires (collection Drouin) avait suscité la curiosité sans toutefois que l'on parvienne à les identifier. Lorsqu'on exhuma de la montagne Saint-Pierre le crâne du « Grand Animal », l'intérêt pour ces mystérieux fossiles donna lieu à une multitude d'hypothèses quant à leur appartenance systématique (Tableau 2).

En 1782, BUC'HOZ, le premier auteur à figurer les spécimens de HOFFMANN (Fig. 6) et de DROUIN, traduit bien la perplexité de ses contemporains quant à l'identification de ces deux fossiles. Il note en légende des planches correspondantes :

« Tête pétrifiée d'un animal inconnu, trouvé dans les Carrières de la montagne Saint-Pierre près de Maestricht ; de 3 pieds de largeur sur 16 pouces de hauteur, déposée dans le Cabinet de M. le Doyen des Chanoines de cette ville » (BUC'HOZ 1782, pl. 66).

« Tête pétrifiée, qui paroît être du même animal que celle de la planche 66e, trouvée aussi dans le même endroit, & déposée dans le Cabinet de M. Drouin, ancien Lieutenant-Colonel au service de France, demeurant à Maestricht » (BUC'HOZ 1782, pl. 68).

Pour DROUIN, HOFFMANN et GODDING, le spécimen appartenait à un crocodile ancien, probablement parce que ce dernier était le seul animal avec lequel on pouvait lui trouver des ressemblances, notamment à cause de sa taille. Cette attribution n'était d'ailleurs fondée sur aucun critère anatomique précis. HOFFMANN eut l'intention d'écrire un article à ce sujet mais en fut dissuadé par P. CAMPER (1786 : 443) qui ne réussit toutefois jamais à convaincre les premiers collecteurs que cet animal n'était pas un crocodile.

Par la suite, le fossile fut étudié par plusieurs naturalistes, qui émirent des avis divergents. Pour l'anatomiste hollandais P. CAMPER (1786 : 446-450), les gigantesques mâchoires (ainsi que d'autres os qu'il supposait être du même animal) avaient appartenu, non pas à un crocodile,

TABLEAU 2. — Chronologie des différentes attributions systématiques et dénominations taxinomiques du spécimen de Maastricht.

| DATES | AUTEURS | SYSTÉMATIQUE et TAXINOMIE |
|---|---|---|
| Non publié | HOFFMANN | Crocodile ancien |
| 1782 | BUC'HOZ | Animal inconnu |
| 1786 | P. CAMPER | Animal proche du cachalot |
| 1790 | VAN MARUM | Dauphin proche du *Pisces cetacei* de Linné |
| 1799 | FAUJAS-SAINT-FOND | Crocodile proche du gavial |
| 1800 | A. CAMPER | Lézard éteint proche de la dragonne et de l'iguane |
| 1808 | CUVIER | Lézard éteint proche du monitor ou de l'iguane |
| 1812 | A. CAMPER | Grande espèce de saurien éteint |
| 1820 | SÖMMERING | *Lacerta gigantea* |
| 1822 | CONYBEARE (in PARKINSON) | *Mosasaurus* |
| 1829 | MANTELL | *Mosasaurus hoffmannii* |
| 1829 | HOLL | *Mosasaurus belgicus* |
| 1832 | MEYER | *Mosasaurus camperi* |
| 1890 | DOLLO | *Mosasaurus giganteus* |
| 1942 | CAMP | *Mosasaurus hoffmanni* |

mais à un cétacé fossile proche du cachalot. Cette affirmation s'appuyait entre autres sur les caractères suivants : les os étaient tous lisses, la mandibule portait de nombreux trous pour le passage des nerfs comme chez les dauphins et le cachalot, les dents avaient des racines solides et non creuses ainsi qu'un mode de remplacement complètement différent des crocodiles, les os du palais étaient pourvus de petites dents, les vertèbres ressemblaient à celles des cétacés, enfin, les phalanges étaient différentes de celles des crocodiles. Un autre argument invoqué était que les tortues et les invertébrés accompagnant l'animal étaient tous marins et non de rivière.

Par la suite, VAN MARUM (1790) étudia les pièces conservées au Teylers Museum de Haarlem et précisa que le spécimen de DROUIN n'était pas un crocodile, mais une sorte de baleine. Concernant l'ensemble des os fossiles de mosasaure de la montagne Saint-Pierre, il concluait qu'ils appartenaient à un « poisson »[6] de type cétacé (*Pisces cetacei* de Linné) et, plus particulièrement, à une espèce inconnue de dauphin, car c'était le seul animal à posséder des dents ptérygoïdiennes (VAN MARUM 1790 : 384-385).

FAUJAS DE SAINT-FOND (1799), quant à lui, s'attacha aux idées en vogue à Maastricht, donnant toujours le nom de crocodile à l'animal. D'après lui, il s'agissait d'une espèce fossile proche du gavial de par la forme des mâchoires et des dents (FAUJAS DE SAINT-FOND 1799 : 227, Fig. 7).

Ce fut A. CAMPER (1800), fils de P. CAMPER, qui, suite à l'étude de nouveau matériel fossile (deux portions de colonne vertébrale), reconnut le premier la véritable nature du mosasaure, à savoir un lézard varanoïde. Dans une lettre[7] adressée à CUVIER, il considérait que l'animal de Maastricht n'était pas un cétacé à cause de l'articulation vertébrale non amphiplate, de la présence de chevrons sur les vertèbres caudales, du mode de renouvellement dentaire et de la présence de dents sur le palais. Le caractère le plus important remarqué par A. CAMPER était que la mandibule se composait de plusieurs os et non d'un seul, ce qui suffisait en soi à l'attribuer à un reptile et non à un mammifère. Parmi les reptiles, il notait des ressemblances avec les crocodiles mais plus encore avec les lézards. A. CAMPER notait finalement que l'animal était une espèce éteinte de saurien marin gigantesque qui avait dû se déplacer par ondulations latérales du corps et de la queue. Ses conclusions peuvent être résumées comme suit :

« D'après la ressemblance des vertèbres avec celles des iguanes qui n'ont pas non plus de sutures longitudinales à la partie annulaire; d'après la structure solide des dents, le rapport et la similitude des pièces qui composent les machoires inférieures, la forme et la situation des trous ovalaires dans les pièces operculaires, il me semble que notre saurien fossile étoit plus ressemblant aux lézards, proprement dits, qu'aux crocodiles, cependant la grandeur de la tête, la forme des vertèbres cervicales et dorsales ainsi que la taille démesurée, lui donnent ce nom à juste titre. La propriété d'avoir des petites dents dans l'os sphénoide le rend semblable à l'iguane, tandis que la forme et la distribution des trous pour les nerfs trijumeaux le rapprochent de la dragonne » (A. CAMPER 1800 : 287).

---

6. Il s'agit ici de la notion de « poisson » au XVIIIe siècle, c'est-à-dire incluant aussi les cétacés.
7. Bien que plusieurs lettres d'A. CAMPER à G. CUVIER soient parfois citées dans la littérature (ex. OWEN 1851 ; LINGHAM-SOLIAR 1995), nous ne connaissons qu'une lettre d'Adrian CAMPER à Georges CUVIER publiée en 1800 (an 9 de la République française).

Enfin, le travail le plus exhaustif à ce sujet fut effectué par CUVIER (1808) dont le double but était de donner une description ostéologique détaillée de l'animal (Fig. 8), mais aussi de

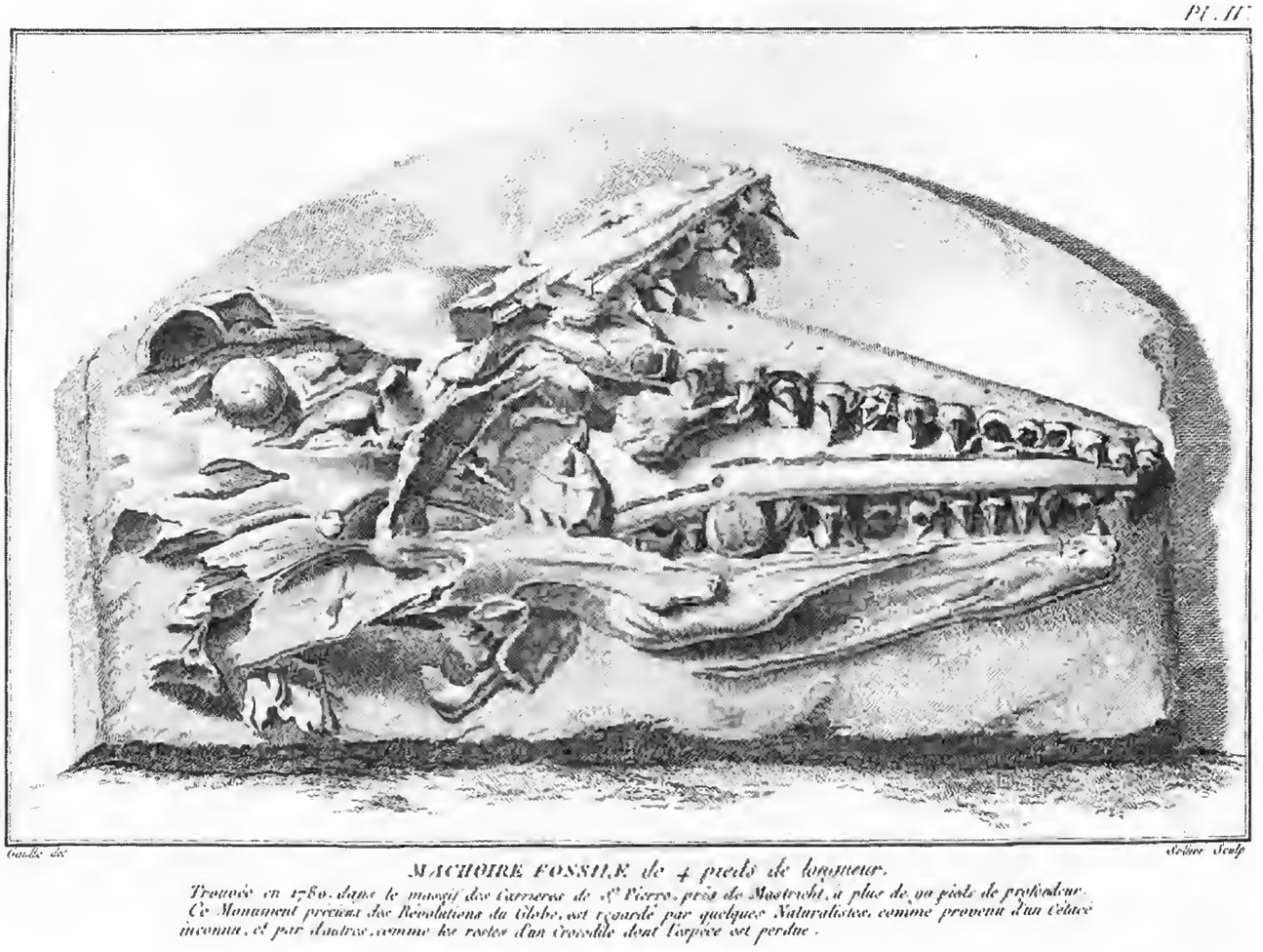



FIG. 7. — Représentation du crâne fossile du mosasaure des carrières de Maastricht, d'après FAUJAS DE SAINT-FOND (1799, pl. IV). Le crâne est dessiné tête-bêche par rapport à l'original.

prouver que la détermination d'A. CAMPER était exacte. C'est ainsi qu'à partir du mode d'implantation et de remplacement des dents des mâchoires et en raison de la présence de dents sur le palais, CUVIER redémontra que « le Grand Animal fossile des Carrières de Maestricht », comme il le nommait, n'était ni un crocodile ni un cétacé ni un poisson. Ces mêmes arguments étaient utilisés pour rapprocher le fossile des lézards, plus précisement des monitors (à partir des caractères de la mandibule) ou des iguanes (à partir de la présence et du mode d'implantation des dents ptérygoïdiennes). L'examen des vertèbres permit à CUVIER d'insister sur deux points qu'avait déjà abordés A. CAMPER :

1) il s'agissait d'un animal aquatique et nageur dont la locomotion s'apparentait plus à celle des crocodiles qu'à celle des cétacés;

2) le « Grand Animal » était un lézard gigantesque d'une espèce inconnue à l'état vivant.

CUVIER (1808) avait donc pris conscience que l'animal de Maastricht était un lézard géant, marin et éteint, rompant ainsi avec la vision globalement fixiste de l'époque. Ces idées prennent

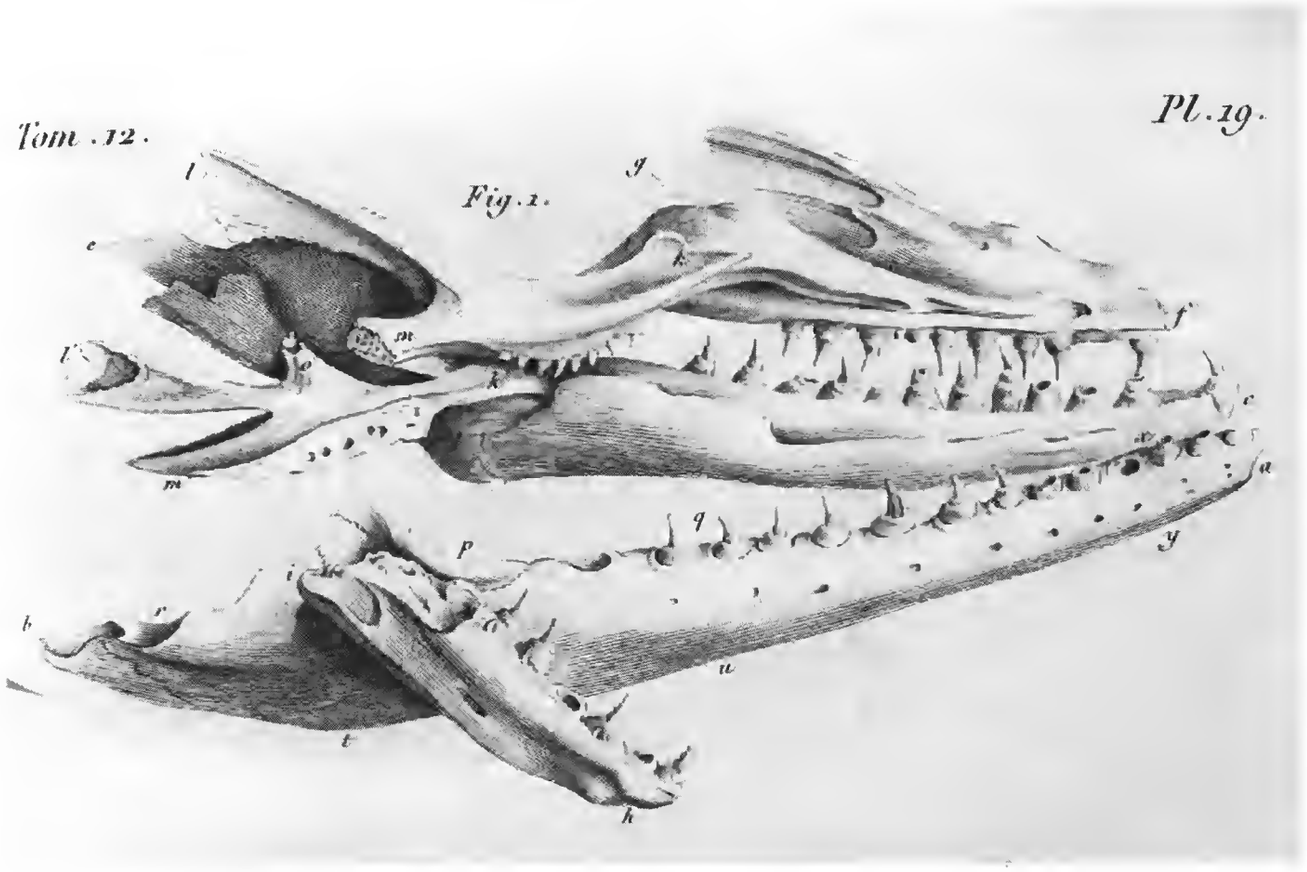



FIG. 8. — Représentation du crâne fossile du mosasaure des carrières de Maastricht, d'après CUVIER (1808, pl. 19). Le crâne est inversé à cause du procédé de reproduction de la lithographie originelle.

ici un sens nouveau puisqu'elles s'inscrivent parfaitement dans la théorie sur les révolutions du globe que CUVIER développera peu de temps après. Sa conclusion à propos du mosasaure en témoigne :

« Sans doute il paroîtra étrange à quelques naturalistes de voir un animal surpasser autant en dimensions les genres dont il se rapproche le plus dans l'ordre naturel, et d'en trouver les débris dans des productions marines, tandis qu'aucun saurien ne paroît aujourd'hui vivre dans l'eau salée; mais ces singularités sont bien peu considérables en comparaison de tant d'autres que nous offrent les nombreux monuments de l'histoire naturelle du monde ancien. Nous avons déjà vu un tapir de la taille de l'éléphant;

le mégalonix nous offre un paresseux de celle du rhinocéros; qu'y-a-t'il d'étonnant de trouver dans l'animal de Maestricht un monitor grand comme un crocodile» (CUVIER 1808 : 176).

Jusqu'à cette date, l'animal de Maastricht avait été attribué à plusieurs types d'animaux, mais n'avait pas reçu de nom scientifique (Tableau 2).

A. CAMPER (1812 : 2, 12) fut le premier à mettre en évidence la présence dans la craie de Maastricht d'au moins deux espèces différentes de «sauriens éteints» : une petite espèce (futur *Plioplatecarpus marshi*) et une grande espèce (futur *Mosasaurus hoffmanni*). Il ne proposa toutefois aucun nom générique ni spécifique pour les différencier.

Après avoir nommé le spécimen de Maastricht «Grand Animal fossile» dans son article de 1808, CUVIER l'appela « grand saurien fossile» dans son ouvrage «Recherche sur les Ossemens fossiles» (1812 et éditions ultérieures). Comme pour beaucoup de fossiles qu'il décrivit, CUVIER n'utilisa pas la nomenclature linnéenne pour désigner le mosasaure.

*Lacerta gigantea* fut le premier nom attribué par SÖMMERING (1820 : 54) au «Grand Animal» lors de la description d'un squelette de reptile du Jurassique supérieur de Bavière. Étant donné que l'auteur considérait son spécimen comme un individu juvénile appartenant à la même espèce que l'animal décrit par CUVIER, il leur donna le nom de *Lacerta gigantea*, créant ainsi un type composite. Ce fossile en question n'avait en fait rien à voir avec le mosasaure de Maastricht puisqu'il s'agissait d'un crocodile marin ultérieurement nommé *Geosaurus* par CUVIER (1824).

Par la suite, CONYBEARE (*in* PARKINSON 1822) proposa le nom de *Mosasaurus*[8] pour désigner le fossile décrit par CUVIER, tout en considérant le spécimen de Bavière comme une espèce différente :

«*Mosasaurus*- The saurus of the Meuse, the Maestricht animal of Cuvier.

As Cuvier has not yet given it a name, this name is suggested by Mr. Conybeare until he has done so.

Species I. Described by Cuvier.

Species II. *Lacerta gigantea* of Soëmering» (CONYBEARE, *in* PARKINSON 1822 : 298).

C'est en 1829 que deux noms spécifiques furent proposés pour le mosasaure de Maastricht, soulevant dans les deux cas un problème systématique. MANTELL créa l'espèce *Mosasaurus Hoffmannii* pour des vertèbres trouvées dans la craie du Sussex qui ressemblaient à celles trouvées à Maastricht, qu'il mentionnait également dans le même paragraphe (MANTELL 1829 : 207). L'holotype de cette espèce correspondrait donc logiquement aux vertèbres provenant d'Angleterre. HOLL (1829 : 84) proposa *Mosasaurus belgicus* pour le célèbre fossile, nom inapproprié vu la provenance géographique du spécimen et d'ailleurs très peu usité par la suite.

Quelques années après, VON MEYER (1832 : 113) proposa le nouveau nom *Mosasaurus Camperi* et mit *M. hoffmanni* et *L. gigantea* en synonymie.

Sur la base de matériel décrit par OWEN (1840-1845) sous le nom de *Leiodon*, CHARLESWORTH (1846) souleva indirectement l'ambiguïté du type de *M. hoffmanni* puisqu'il proposa de conserver ce nom pour le crâne de Maastricht et de créer la nouvelle espèce *Mosasaurus ste-*

8. Dans une édition ultérieure de l'ouvrage (PARKINSON 1830), le nom générique apparait écrit avec l'orthographe *Mœsasaurus*.

*neodon* pour l'ensemble du matériel provenant d'Angleterre, opinion à laquelle se rallia par la suite MANTELL (1851) :

« Mr. Charlesworth contends that there are no ground to warrant the establishment of the genus *Leiodon*. He refers the teeth described under that name to the genus *Mosasaurus*, and proposed the specific name steneodon (narrow-toothed) to distinguish the English fossil from its congener, the *Mosasaurus Hoffmanni* » (CHARLESWORTH 1846 : 60).

Enfin, DOLLO (1890 : 153), après avoir appelé le « mosasaure classique » du nom de *Mosasaurus Camperi* (DOLLO 1882 : 56) proposa comme seul nom valide *Mosasaurus giganteus*, mettant en synonymie tous les autres noms.

C'est ainsi que durant tout le XIX^e^ siècle, les noms spécifiques de *hoffmanni*, *camperi* et *giganteus* (*belgicus* fut très peu usité) furent utilisés au gré des auteurs et avec diverses orthographes.

Finalement, il a été proposé d'utiliser *Mosasaurus hoffmanni* pour désigner l'espèce à laquelle appartient le crâne de Maastricht (dont il est le spécimen-type) car c'est le nom le plus approprié et par ailleurs le plus souvent usité, même si, à l'origine, MANTELL le créa pour du matériel provenant d'Angleterre (CAMP 1942 : 45).

## CUVIER ET LE « GRAND ANIMAL FOSSILE DE MAESTRICHT »

Ce chapitre aborde quelques réflexions sur, d'une part, le rôle que joua le spécimen de Maastricht dans l'œuvre de CUVIER, notamment au niveau de sa conception des catastrophes universelles et d'autre part, sur l'influence probable qu'exerça l'étude du mosasaure par CUVIER sur les scientifiques des décennies suivantes, concernant leur vision du monde mésozoïque.

Entré sur la scène de la paléontologie des vertébrés alors que cette discipline en était encore à ses débuts et que CUVIER dans son *Discours préliminaire* (CUVIER 1812), s'y définissait comme un « antiquaire d'une espèce nouvelle », le crâne fossile de Maastricht ne fut probablement pas sans influence sur le travail de l'anatomiste. Bien que la notion « d'espèces perdues » ait été introduite par R. HOOKE dans ses discours de 1667-1668 publiés après sa mort (HOOKE 1705 : 327-328), elle demeura difficile à admettre durant tout le XVIII^e^ siècle où la vision du monde primitif était encore fortement conditionnée par les croyances religieuses. Ainsi, à la fin du XVIII^e^ siècle, l'uniformitarisme était la doctrine la plus répandue tandis que le catastrophisme ne recevait que peu d'attention (voir LAURENT 1987). Avant CUVIER, quelques scientifiques, dont BUFFON, avaient déjà pris conscience de la disparition des espèces et considéré les fossiles comme des variétés perdues d'espèces actuelles, voire carrément comme des espèces entièrement disparues. En voici un exemple :

« Des auteurs de la plus grande autorité ont placé les Ammonites parmi les coquilles dont l'espèce étoit entièrement perdue, et qui n'existoient plus que dans les anciennes couches du globe... » (BRUGUIÈRE 1789 : 31).

Néanmoins, il faut bien reconnaître que la plupart des scientifiques de l'époque étaient opposés à ces idées, comme en témoigne par exemple cette citation du géologue FAUJAS DE SAINT-FOND[9] :

« Je crois qu'il ne faut admettre définitivement les espèces perdues que lorsqu'on aura épuisé tous les moyens possibles de s'assurer s'ils n'existent pas dans quelques parties lointaines et peu fréquentées du globe » (FAUJAS DE SAINT-FOND 1803 : 195).

À son arrivée à Paris, CUVIER avait déjà probablement en tête sa théorie des catastrophes universelles (LAURENT 1987 : 14), dont l'origine est sans doute à rechercher dans les propres idées catastrophistes de certains naturalistes allemands tels que BLUMENBACH (BUFFETAUT 1991 : 117). D'ailleurs, dès 1796, il exposa sa théorie dans son *Mémoire sur les espèces d'Éléphans tant vivantes que fossiles* :

« Tous ces faits, analogues entre eux, et auxquels on n'en peut opposer aucun de constaté, me paroissent prouver l'existence d'un monde antérieur au nôtre, détruit par une catastrophe quelconque » (CUVIER 1796 : 444).

Par la suite, CUVIER, en étudiant le plus grand nombre possible de fossiles de quadrupèdes ou de grands vertébrés en général[10], s'appliqua à les différencier des espèces actuelles afin d'introduire l'idée de mondes révolus et successifs, totalement différents du monde actuel. Par là-même, il développa l'idée d'extinction des espèces au cours des temps géologiques, causée par des catastrophes universelles. CUVIER reconnaissait plusieurs grands âges, séparés par des cataclysmes dont le dernier était le déluge biblique (CUVIER 1812). Il se montra ainsi à la fois novateur dans sa conception des extinctions et leur utilisation pour tenter de reconnaître des phases successives de l'histoire de la Terre, mais aussi conservateur puisqu'il ne put se détacher complètement des croyances religieuses.

S'ajoutant aux nombreux mammifères fossiles déjà étudiés par CUVIER, le « Grand Saurien fossile de Maestricht » constitua probablement un élément fondamental dans l'édification de sa théorie des Révolutions du Globe. Le mosasaure était en effet une preuve supplémentaire que plusieurs types d'animaux fossiles avaient existé puis disparu, et cela à des périodes très différentes : alors que le mammouth avait vécu dans un passé relativement récent, le mosasaure avait existé à une époque beaucoup plus lointaine. La notion d'extinction défendue par CUVIER devenait ainsi plus crédible et forçait ses contemporains à admettre que la vie passée de la planète avait dû être bien différente de celle d'aujourd'hui.

D'autre part, l'étude que CUVIER fit du mosasaure de Maastricht influença probablement les scientifiques de l'époque de telle sorte que la véritable nature des « gigantesques sauriens » du Mésozoïque leur resta obscure pendant plusieurs décennies (DESMOND 1975). En effet, ce n'est probablement pas par hasard que, lorsqu'on commença à découvrir les restes d'animaux

9. L'affrontement d'idées entre CUVIER et FAUJAS DE SAINT-FOND découle probablement de leur conception opposée du monde révolu. Certains passages de l'article de CUVIER (1808) témoignent de leur inimitié.

10. Contrairement à LAMARCK qui utilisa les Invertébrés, propres à démontrer la continuité des êtres, comme support à l'élaboration de la doctrine du Transformisme, CUVIER s'appuya sur l'étude des grands vertébrés, notamment les « Quadrupèdes », plus à même de témoigner de la non-continuité des faunes, pour prouver la réalité du catastrophisme.

identifiés par la suite comme des ichthyosaures, plésiosaures, ptérosaures et dinosaures, on pensa tout naturellement avoir découvert les restes de lézards gigantesques. Ainsi, non seulement la découverte de « l'inconnu de Maastricht » avait été interprétée selon les connaissances et la vision du monde de l'époque, mais de plus elle avait contribué à changer cette vision. De ce fait, le *Megalosaurus* de BUCKLAND et l'*Iguanodon* de MANTELL furent longtemps considérés comme des sauriens terrestres colossaux, tandis que l'*Ichthyosaurus* et le *Plesiosaurus* de CONYBEARE étaient vus comme des sauriens marins. La citation suivante illustre bien cette vision du monde fossile :

> « Les anciens reptiles appartiennent presque tous au genre du lézard ; mais il s'en faut de beaucoup que nous puissions nous faire une idée de la singularité de forme, du volume et des autres circonstances organiques de ces terribles ancêtres par le petit animal du même nom qui rampe aujourd'hui chétivement le long de nos murs. Le plus grand nombre de ces sauriens primitifs étaient destinés à habiter la haute mer. [...] Le peuple cuirassé n'occupait pas seulement la grande eau ; le ciel lui avait été donné en partage pour y étendre sa domination. [...] d'autres enfin se tenaient à terre et rampaient autour des savanes que couvrait une végétation luxuriante. » (ESQUIRON 1843 : 191-195).

Il est donc probable que cette vision du monde mésozoïque inspirée par le travail de référence de CUVIER sur le « Grand Animal fossile », faussa durant plusieurs décennies l'idée que l'on se faisait de ces divers groupes de reptiles, notamment des dinosaures. En effet, dès le début du XIX^e^ siècle, les découvertes de squelettes complets d'ichthyosaures, de plésiosaures et de ptérosaures permirent de s'apercevoir qu'il s'agissait de reptiles autres que des lézards, mais néanmoins considérés comme monstrueux tant ils différaient des animaux connus. Dès 1824, CONYBEARE proposa une reconstitution squelettique de l'*Ichthyosaurus* et du *Plesiosaurus*. En 1830, une des premières reconstitutions d'un paysage fossile mésozoïque mettant en scène ichthyosaures, plésiosaures et ptérosaures (ainsi que de délicieuses ammonites « ailées » !) fut proposée par DE LA BÈCHE. Cette peinture, nommée *Duria antiquior*, inspira par la suite d'autres auteurs (voir RUDWICK 1992). Quant aux dinosaures (le mot ne date que de 1842), ils n'étaient alors représentés que par des restes fragmentaires, ce qui nécessitait plus d'imagination afin de cerner la forme de ces sauriens disparus. Lorsque BUCKLAND publia le *Megalosaurus* (BUCKLAND 1824) et MANTELL l'*Iguanodon* (MANTELL 1825), ces deux naturalistes pressentaient bien qu'ils avaient affaire à des restes de reptiles jusqu'alors inconnus, mais l'allure générale de chacun de ces deux taxons restait encore à définir. Notons au passage que CUVIER put observer les ossements de *Megalosaurus* en 1818 lors d'un voyage en Angleterre et qu'il y vit les restes d'un reptile marin excessivement vorace de la taille d'une petite baleine (BUFFETAUT 1991). En ce qui concerne l'*Iguanodon*, il est également important de signaler que CUVIER, contrairement à ce qui est souvent écrit – à savoir qu'il prit les dents d'*Iguanodon* pour celles d'un rhinocéros – interpréta très précocement les restes comme ceux d'un reptile herbivore inconnu de très grande taille (TAQUET 1982). Il n'est donc pas étonnant de constater que le varan ou l'iguane furent utilisés assez fréquemment comme modèle, ce qui amena à des reconstitutions farfelues tant par la taille démesurée que par l'allure pataude. Par exemple, les reconstitutions intitulées *Jura Formation* de GOLDFUSS (1826-1844) et *The ancient Weald of Sussex* de RICHARDSON (1838), pour ne citer que ces deux-là, illustrent parfaitement la tendance de ces premières décennies du XIX^e^ siècle : alors que plésiosaures, ichthyosaures et ptérosaures sont parfaitement reconnaissables

dans le paysage, *Megalosaurus* et *Iguanodon* sont représentés sous la forme de gros lézards[11]. Bien que MANTELL proposa dès les années 1830 (après la découverte du squelette d'*Iguanodon* de MAIDSTONE) une reconstitution fort moderne de l'*Iguanodon* (TAQUET com. pers.), il fallut attendre la découverte de restes plus complets et surtout les travaux du naturaliste R. OWEN (1842) pour s'apercevoir que les dinosaures représentaient un groupe à part de reptiles terrestres. Sous l'impulsion des idées d'OWEN, les dinosaures adoptèrent à partir de cette époque une allure plus proche du mammifère que du lézard, notamment concernant leur posture érigée. Plus de quarante ans après le travail de CUVIER sur le mosasaure de Maastricht, les reconstitutions et les sculptures que B. W. HAWKINS réalisa pour le Crystal Palace de Londres témoignèrent de ce renouveau dans la conception du monde reptilien mésozoïque.

## CONSIDÉRATIONS FINALES

Depuis la découverte du «Grand Animal fossile», d'autres spécimens ont été trouvés et rapportés à l'espèce *Mosasaurus hoffmanni*. La plupart du matériel, à commencer par le crâne de DROUIN trouvé en 1766, provient des mêmes lieux et niveaux stratigraphiques que l'holotype, à savoir la Formation Maastricht (JAGT *et al.* 1995). Des restes plus fragmentaires susceptibles d'appartenir à *Mosasaurus hoffmanni* sont connus dans le Maastrichtien de Pologne (SULIMSKI 1968), ainsi que dans le Campanien de Suède (PERSSON 1959), de Bulgarie (TZANKOV 1939; NIKOLOV & WESTPHAL 1976). Par plusieurs caractères de son crâne, notamment un degré de kinétisme extrêmement réduit, et de ses dents à mutiples facettes, *Mosasaurus hoffmanni* était l'un des mosasaures les plus évolués. De par ces caractéristiques et sa taille gigantesque estimée à environ dix-sept mètres de longueur, *Mosasaurus hoffmanni* était un mégaprédateur et le plus grand reptile marin connu (LINGHAM-SOLIAR 1995).

D'autre part, si à l'origine, les auteurs anciens ne virent dans les os de mosasaures de la région de Maastricht qu'une seule espèce, par la suite, les naturalistes s'aperçurent que plusieurs taxons étaient représentés (voir DOLLO 1890 pour un historique). Comme cela a déjà été dit, la présence de deux espèces différentes de «sauriens fossiles» à Maastricht fut remarquée précocement par A. CAMPER (1812), qui les nomma simplement petite et grande espèces pour les différencier. Si la grande espèce correspondait à *Mosasaurus hoffmanni*, la petite fut ultérieurement baptisée *Plioplatecarpus marshi* par DOLLO (1882). Deux autres espèces ont également été reconnues dans ces niveaux : *Carinodens fraasi*, espèce à dentition bulbeuse (DOLLO 1913) et *Leiodon sectorius* (LINGHAM-SOLIAR 1993) dont le genre avait été signalé par LYDEKKER (1888). Il est à remarquer que ces espèces étaient déjà représentées dans le matériel figuré par FAUJAS DE SAINT-FOND (1799, pl. XVIII).

---

11. Un historique des reconstitutions du monde préhistorique durant le XIXe siècle est donné dans RUDWICK (1992). Les reconstitutions citées dans le texte sont reproduites dans cet ouvrage (p. 43, 45, 53 et 77).

**Remerciements**

Nous tenons à remercier de nombreuses personnes du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris pour leur contribution apportée au cours de cette recherche. En premier lieu le professeur Ph. TAQUET (laboratoire de Paléontologie) qui, en autorisant le prélèvement d'un échantillon de gangue sur le spécimen fossile, a rendu possible une partie de ce travail. Ensuite, B. BATTAIL (laboratoire de Paléontologie) et F. RENOULT (laboratoire d'Anatomie comparée) pour les informations muséologiques et historiques fournies, H. LELIÈVRE (laboratoire de Paléontologie) pour les détails pratiques concernant la publication du manuscrit, C. VAN DE PONSEELE (Bibliothèque centrale du Muséum) pour la recherche iconographique et enfin P. RICHIR et le service technique du laboratoire de Paléontologie du Muséum pour le prélèvement de l'échantillon de gangue. Nous tenons également à remercier L. TOURET (École des Mines, Paris) et P. ROMPEN (Ryksuniversiteit Limburg, Fakulteit Kulthurwetenschappen, Maastricht) pour les informations historiques et les conseils fournis ainsi que l'ingénieur P. J. FELDER (Maastricht) pour l'analyse des bioclastes de l'échantillon de gangue. Enfin, les photos ont été réalisées par C. ABRIAL (laboratoire de Paléontologie des vertébrés de l'UPMC, Paris) ou fournies par M. VÉRAN (photothèque du laboratoire de Paléontologie du Muséum de Paris).

Pour la réalisation de ce travail, l'accès aux archives de nombreuses bibliothèques a été essentiel. À Paris : Archives nationales, Bibliothèque Nationale, Service historique de l'armée de terre du ministère de la Défense, Bibliothèque centrale du Muséum national d'Histoire naturelle, Bibliothèque Sainte-Geneviève et Bibliothèque de la Société géologique de France. Aux Pays-Bas : Gemeentearchief Maastricht, Ryksarchief Limburg, Stadsbiblioteek Maastricht, bibliothèques des Universités d'Amsterdam, Leiden, Maastricht, Tilburg et Utrecht.

Enfin, nous tenons à remercier les deux rapporteurs de ce travail, le professeur Ph. TAQUET et le Dr J. GAUDANT, qui, par leurs critiques constructives, nous ont permis d'améliorer notre manuscrit.

*Manuscrit soumis pour publication le 15 juin 1995 ; accepté le 26 octobre 1995.*

## RÉFÉRENCES

BORY DE SAINT-VINCENT J. B. 1819. — *Description du plateau de St.-Pierre de Maestricht.* Weissenbruch, Bruxelles, 95 p., 7 pls.

— 1821. — *Voyage souterrain ou description du plateau de Saint Pierre de Maestricht et de ses vastes cryptes.* Ponthieu, Palais Royal, Paris, 381 p., 3 pls.

BRUGUIERE J. G. DE 1789. — Histoire Naturelle des Vers. *Encyclopédie Méthodique*, Paris **6** : 31.

BUC'HOZ P. J. 1782. — *Les Dons merveilleux et diversement coloriés de la Nature dans le règne minéral, ou collection de minéraux précieusement coloriés, pour servir à l'intelligence de l'histoire naturelle et œconomique des trois règnes.* Paris, 100 pls.

BUCKLAND W. 1824. — Notice on the *Megalosaurus*, or Great Fossil Lizard of Stonesfield. *Transactions of the Geological Society of London*, London **2** (1): 390-396, 5 pls.

BUFFETAUT E. 1991. — *Des fossiles et des hommes.* Robert Laffont, Paris, 329 p., 13 figs.

CAMP C. L. 1942. — California mosasaurs. *Memoirs of the University of California*, Berkeley & Los Angeles **13** (1): 1-68, 26 figs, 5 pls.

CAMPER A. G. 1800 (Vendémiaire An 9). — Lettre de A. G. Camper à G. Cuvier, Sur les ossemens fossiles de la montagne de St. Pierre, à Maëstricht. *Journal de Physique, Chimie, d'Histoire naturelle & Arts*, Paris **51** : 278-291, 2 pls.

— 1812. — Mémoire sur quelques parties moins connues du squelette des sauriens fossiles de Maestricht. *Annales du Muséum d'Histoire naturelle*, Paris **19** : 215-241, 3 pls.

CAMPER P. 1786. — Conjectures relative to the Petrifactions found in St. Peter's Mountain, near Maestricht. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, Londres B **76** (2): 443-456, 2 pls.

CHARLESWORTH E. 1846. — On the Occurrence of the *Mosasaurus* in the Essex Chalk, and on the Discovery of Flint within the Pulp-cavities of its Teeth. Rep. *British Association for the Advancement of Sciences*, Cambridge **1845** (15): 60.

CLERGET C. 1905. — *Tableaux des Armées françaises pendant les guerres de la révolution*. Librairie militaire Chapelot et Cie, Paris, 113 p.

CONYBEARE W. D. 1822. — (voir PARKINSON 1822).

— 1824. — On the discovery of an almost complete skeleton of the *Plesiosaurus*. *Transactions of the Geological Society of London*, Londres **1** (2): 381-389, 2 pls.

CUVIER G. 1796. — Mémoire sur les espèces d'Élephans tant vivantes que fossiles. *Magasin encyclopédique*, Paris **3** : 440-445.

— 1808. — Sur le Grand Animal Fossile des Carrières de Maestricht. *Annales du Museum d'Histoire naturelle*, Paris **12** : 145-176, 2 pls.

— 1812. — *Recherches sur les ossemens fossiles, où l'on rétablit les caractères de plusieurs animaux dont les révolutions du globe ont détruit les espèces*. Paris, 1re édit., 4 vols (1824, 2e édit., 5 vols; repr 1825, 3e édit., 5 vols; 1834, 4e édit., 10 vols).

DESMOND A. 1975. — *The Hot-Blooded Dinosaurs*. Hutchinson, Londres, 238 p.

DOLLO L. 1882. — Note sur l'ostéologie des Mosasauridae. *Bulletin du Muséum d'Histoire naturelle de Belgique*, Bruxelles **1** : 55-80, 3 pls.

— 1890. — Première note sur les Mosasauriens de Maestricht. *Bulletin de la Société belge de Géologie, Paléontologie Hydrologie*, Bruxelles **4** : 151-169, 1 pl.

— 1913. — *Globidens Fraasi*, Mosasaurien mylodonte nouveau du Maestrichtien (Crétacé supérieur) du Limbourg, et l'Éthologie de la Nutrition chez les Mosasauriens. *Archives de Biologie*, Liège **28** : 609-625, 2 pls.

— 1924. — *Globidens alabamaensis*, Mosasaurien mylodonte américain retrouvé dans la Craie d'Obourg (Sénonien supérieur) du Hainaut, et les Mosasauriens de la Belgique, en général. *Archives de Biologie*, Liège **34** : 167-213, 1 pl.

ESQUIRON A. 1843. — Le Musée de Géologie du Jardin des Plantes. *Revue de Paris*, Paris 4e série **19** : 181-211.

FAUJAS DE SAINT-FOND B. 1799. — *Histoire naturelle de la Montagne de Saint-Pierre de Maëstricht*. J. Jansen, Paris, 263 p., 54 pls.

— 1803. — Mémoire sur deux espèces de bœufs dont on trouve les crânes fossiles en Allemagne, en France, en Angleterre, dans le nord de l'Amérique et dans d'autres contrées. *Annales du Muséum d'Histoire naturelle*, Paris **2** : 188-200, 2 pls.

FELDER W. M. 1975. — Lithostratigraphische Gliederung der Oberen Kreide in Süd-Limburg (Niederlande) und den Nachbargebieten. (Erster teil : Der Raum westlich der Maas. Typusgebiet. des 'Maastricht'). *Publicaties van het Natuurhistorisch Genootschap in Limburg*, Maastricht **24** (3-4): 1-43.

FISCHER P. 1885. — La nouvelle Galerie paléontologique du Muséum d'histoire naturelle de Paris (I). *La Nature*, Paris, **24** (615) : 231-234, 2 Figs.

GLANGEAUD Ph. 1898. — Les nouvelles galeries du Muséum (II). *La Nature*, Paris, **1298** : 307-311, 4 figs.

GOLDFUSS A. 1826-1844. — *Petrefacta Germaniae. Abbildungen und Beschreibungen der petrefacten Deutschlands und der angränzenden Länder unter Mitwerkung des Herrn Grafen Georg zu Münster, herausgegeben von August Goldfuss*. Arnz & Comp. Dusseldorf, 3 vols.

GRAAF D. T. DE & ROMPEN P. 1995. — *Mosasaurus hoffmanni*, naam en Toenaam. *Natuurhistorisch Maandblad*, Maastricht **84** (2): 27-35, 10 figs.

HARDY E. 1878. — *Le siège de Maëstricht. L'armée de Sambre-et-Meuse pendant la campagne d'automne de 1794*. Imprimerie et Librairie militaire Dumaine, Paris, 106 p., 7 plans.

HOLL F. 1829. — *Handbuch der Petrefactenkunde*. Dresde, 232 p.

HOOKE R. 1705. — *The Posthumous Works of Robert Hooke*. Published by Richard Waller, London: 279-450.

HUGARD J. A. 1855. — *Muséum d'Histoire naturelle de Paris. Galerie de Minéralogie et de Géologie. Description des collections*. Paris, 190 p.

JAGT J. W. M., KUYPERS M. M. M. & PEETERS H. H. G. 1995. — Mosasauriers in het Natuurhistorisch Museum Maastricht opnieuw onder de Loep genomen. *Natuurhistorisch Maandblad*, Maastricht **84** (2): 47-59, 5 figs.

LAUNAY L. DE 1780. — Mémoire sur l'origine des fossiles accidentels des Provinces Belgiques. *Mémoires de l'Académie impériale et royale des Sciences et Belles-Lettres de Bruxelles*, Bruxelles **2** (1778) : 511-582.

LAURENT G. 1987. — Paléontologie et évolution en France 1800-1860, de Cuvier-Lamarck à Darwin. *Comité des Travaux historiques et scientifiques, Paris, Mémoires de la Section d'Histoire des Sciences et Techniques* **4** : 1-553.

LEVER A. J. 1995. — Johann Leonhard Hoffmann (1710-1782) : de man achter de beroemde *Mosasaurus*-schedel. *Natuurhistorisch Maandblad*, Maastricht **84** (2): 36-46, 5 figs.

LIMBOURG P. DE 1777. — Mémoire pour servir à l'histoire naturelle des fossiles des Pays-Bas. *Mémoires de l'Académie impériale et royale des Sciences et Belles-Lettres de Bruxelles*, Bruxelles **1** (1774) : 361-410.

LINGHAM-SOLIAR T. 1993. — The mosasaur *Leiodon* bares its teeth. *Modern Geology*, London, **18**: 443-458, 12 figs.

— 1995. — Anatomy and functional morphology of the largest marine reptile known, *Mosasaurus hoffmanni* (Mosasauridae, Reptilia) from the Upper Cretaceous, Upper Maastrichtian of the Netherlands. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B, London **347**: 155-180, 27 figs.

LYDEKKER R. 1888. — *Catalogue of the Fossil Reptilia and Amphibia in the British Museum (Natural History)* London **1**: 309 p.

MANTELL G. A. 1825. — Notice on the *Iguanodon*, a newly discovered fossil reptile, from the sandstone of Tilgate Forest, in Sussex. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, London **115**: 179-186, 1 pl.

— 1829. — A Tabular Arrangement of the Organic Remains of the County of Sussex. *Transactions of the Geological Society of London*, London, II **3** (1): 201-216.

— 1851. — *Petrifactions and their teachings; or a hand-book to the gallery of organic remains of the British Museum*, London, 496 p., 115 figs.

MARUM M. VAN 1790. — Beschryving der beenderen van den kop van eenen visch, gevonden in den St. Pietersberg by Maastricht, en geplaatst in Teylers Museum. *Verhand. Teylers Tweede Gen.*, Haarlem **8**: 383-389, 2 pls.

MEYER H. VON 1832. — *Palaeologica zur Geschichte der Erde und ihrer Geschöpfe*. S. Schmerber, Frankfurt-am-Main, 560 p.

NIKOLOV I & WESTPHAL F. 1979. — Mosasaurier-Funde aus der Oberkreide von Nordwest-Bulgarien. *Neues Jarbuch für Geologie und Paläontologie Abhandlungen*, Stuttgart **10**: 608-613, 3 figs.

OWEN R. 1840-1845. — *Odontography ; or a treatise on the comparative anatomy of the teeth ; their physiological relations, mode of development, and microscopic structure, in the vertebrate animals*. H. Bailliere, London **1**: 655 p. et **2**: 168 pls.

— 1842. — Reports on British fossil reptiles. Part 2. *Reports of the British Association for the Advancement of Sciences*, Plymouth **11** (1841): 60-204.

— 1851. — Monograph of the Fossil Reptilia of the Cretaceous Formations. *Palaeontographaphical Society*, London **5** (11): 118 p., 37 pls.

PARKINSON J. 1822. — *(Outlines of oryctology:) An introduction to the study of Fossil organic remains ; especially of those found in the British strata: intented to aid the student in his inquiries respecting the nature of fossils and their connection with the formation of the Earth*. London, 1st édit., 346 p (1830, 2nd édit., 358 p.).

PERSSON P. O. 1959. — Reptiles from the Senonian (U Cret.) of Scania (S. Sweden). *Arkiv för Mineralogi och Geologi*, Stockholm **2** (35): 431-478, 14 figs, 6 tabs, 20 pls.

REGTEREN ALTENA C. O. VAN 1956. — Achttiende eeuwse verzamelaars van fossielen te Maastricht en het lot hunner collecties. *Publicaties van het Natuurhistorisch Genootschap in Limburg*, Maastricht **9**: 83-112.

RICHARDSON G. F. 1838. — *Sketches in prose and verse (second series), containing visits to the Mantellian Museum, descriptive of that collection : Essays, tales, poems*. Rolfe & Fletcher, London, 20 p.

RUDWICK M. J. S. 1992. — *Scenes from Deep Time. Early Pictorial Representations of the Prehistoric World*. The University of Chicago Press, Chicago & London, xiii + 280 p., 106 figs.

RUSSELL D. A. 1967. — Systematics and Morphology of American Mosasaurs (Reptilia, Sauria). *Bulletin of the Peabody Museum of Natural History*, Yale University, New Haven, **23**: viii + 240 p, 2 pls.

SCHAIK D. C. VAN 1938. — *De Sint Pietersberg Maastricht*. N. V. Drukkerij en Uitgeverij Leiter, Nypels, 388 p.

SÖMMERING S. T. VON 1820. — Ueber die *Lacerta gigantea* der Vorwelt. *Denk. Academi Wissenschaften*, Munich, **6** (1816-1817) : 37-58, 1 pls.

SULIMSKI A. 1968. — Remains of Upper Cretaceous (Reptilia) of Central Poland. *Acta Palaeontologica Polonica*, Varsovie **13** (2): 1-56, 1 fig., 2 pls.

TAQUET Ph. 1982. — Cuvier – Buckland – Mantell et les dinosaures. *In* E. BUFFETAUT, J. M. MAZIN & E. SALMON (eds). *Actes du Symposium paléontologique Georges Cuvier*, Montbéliard : 475-494.

TZANKOV V. 1939. — Note sur la présence des reptiles fossiles du Crétacé supérieur de la Bulgarie du Nord. *Geologica Balkanica*, Sofia **3** (2): 13-20, 5 pls.

UBAGHS C. 1879. — *Description géologique et paléontologique du Sol du Limburg*. Ruremonde, 276 p, 6 pls.

VERVILLE DE 1748. — *Mémoire sur la Montagne St Pierre et ses carrières relativement au plan qui en a été levé*. Service historique de l'armée de terre du ministère de la Défense, Paris, Article 14, carton 1, discours 17, 4 p. manuscrites, inédit.

WILLISTON S. W. 1898. — Paleontology. Part V. Mosasaurs. *University of Geological Survey of Kansas*, Topeka **4**: 83-221, 62 pls.

WITRY E. de 1780. — Mémoire sur les fossiles du Tournaisis, et les pétrifications en général, relativement à leur utilité pour la vie civile. *Mémoires de l'Académie Impériale et Royale des Sciences et Belles-Lettres de Bruxelles*, Bruxelles **3** (1777) : 15-44, 4 pls.

*Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 4e série, **18**, 1996
Section C, n° 4 : 595-606

# Le Crétacé terminal portugais et son apport au problème de l'extinction des dinosaures

par Miguel TELLES ANTUNES & Denise SIGOGNEAU-RUSSELL

**Résumé.** — La région de Beira Litoral, au Portugal, qui a fourni trois principaux gisements de vertébrés du Crétacé tout à fait supérieur, était à cette époque une zone insulaire. Elle constitue à ce titre une aire de choix pour étudier le rôle de l'insularité dans le phénomène des extinctions. Il apparaît clairement en effet que l'appauvrissement faunique et le nanisme, consécutifs au rétrécissement des aires terrestres, y furent le prélude à l'extinction, d'abord des grandes formes dinosauriennes, puis, par le jeu des modifications climatiques, des petites formes restantes. Dans ce cas au moins, il n'est donc pas nécessaire de faire intervenir des causes catastrophiques pour rendre compte des extinctions observées.

**Mots-clés.** — Portugal, dinosaures, Maastrichtien, insularité, extinction.

## The terminal Cretaceous of Portugal and its contribution to the problem of dinosaur extinction

**Abstract.** — The Beira Litoral area, in Portugal, which has yielded three main Late Cretaceous vertebrate localities was, at that time, an island. It thus constitutes a choice area for studying the role of insularity in extinction phenomena. It is clear that, in this area, faunal impoverishment and dwarfing, resulting from the reduction of terrestrial surface, were the prelude to the extinction, first of the large dinosaurs, and later, by climatic deterioration, of the small remaining forms. Consequently, in this case at least, it is not necessary to evoke catastrophic events to account for the extinctions observed.

**Key-words.** — Portugal, dinosaurs, Maastrichtian, insularity, extinction.

M. TELLES ANTUNES, *Academia das Ciências de Lisboa, Centro de Estudos Geológicos, Faculdade de Ciências e Tecnologia, Quinta da Torre, 2825 Monte da Caparica, Portugal.*

D. SIGOGNEAU-RUSSELL, *Muséum national d'Histoire naturelle, laboratoire de Paléontologie, URA 12 CNRS, 8 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05.*

## INTRODUCTION

Alors que films et expositions divers sur les dinosaures, soutenus par une publicité d'une rare ampleur, continuent d'attirer les foules et renforcent l'intérêt du public pour ces animaux, il semble opportun de présenter les résultats des études sur le Crétacé terminal dans la région de Beira Litoral, puisque ces résultats ont une incidence sur le problème de l'extinction des dinosaures. En effet, la Beira Litoral a fourni, depuis des décennies, des données importantes sur la période qui a immédiatement précédé la fin du Crétacé et sur celle qui a initié l'ère tertiaire, aux alentours de 66 millions d'années, c'est-à-dire à une époque qui correspond précisément à cette extinction. Qui plus est, l'aire ibérique était au Crétacé supérieur une zone insulaire, et l'insularité est un facteur important d'extinction différentielle atteignant d'abord les formes de plus grande taille (Fig. 1).

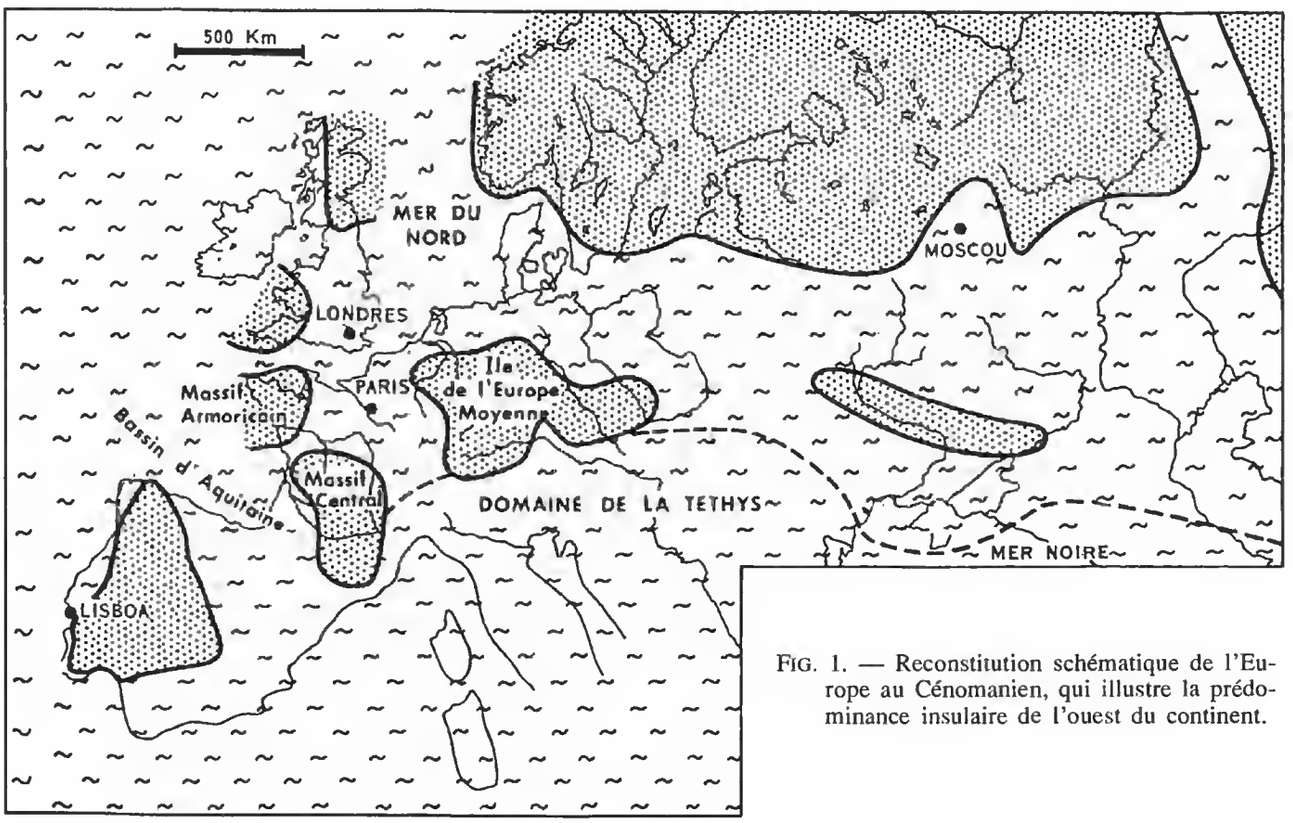



FIG. 1. — Reconstitution schématique de l'Europe au Cénomanien, qui illustre la prédominance insulaire de l'ouest du continent.

Ce problème des extinctions n'est pas ésotérique; il est au contraire de plus en plus actuel : la bonne compréhension des causes de ces phénomènes peut permettre d'entrevoir l'évolution future de la biosphère. Quel sera le destin des êtres vivants, celui de l'homme en particulier? Une problématique si vaste dépasse les limites d'une simple communication; notre but est de rendre compte des résultats obtenus à l'échelle régionale, tout en insistant sur leur rôle dans la compréhension des problèmes de portée plus générale.

## HISTORIQUE

La géologie de la Beira Litoral, ainsi que divers aspects de la paléontologie de cette région, ont fait l'objet de travaux par Paul CHOFFAT dès 1894 (localité de Viso). Parmi les études ultérieures, il faut souligner celle de H. SAUVAGE (1898) publiée par les Services géologiques du Portugal. Un long hiatus sépare ces travaux des interventions de Alberto SOUTO à Aveiro, qui furent elles-mêmes à la base de diverses études, stratigraphiques ou paléontologiques, de João CARRINGTON DA COSTA : l'une des plus remarquables de cet auteur fut la description d'une tortue, *Rosasia soutoi* (CARRINGTON DA COSTA 1940, 1958). Il faut aussi mentionner quelques contributions paléobotaniques de divers chercheurs dont Carlos TEIXEIRA, et les études palynologiques de Filomena DINIZ et Miklos KEDVES (voir synthèse *in* ANTUNES & PAIS 1978). Puis l'un de nous (M. T. A.), avec la collaboration de quelques étudiants de la faculté des sciences de Lisbonne, entreprit (1968) des fouilles dans l'ancienne carrière d'argiles de Cerâmica do Vouga, fouilles reprises en 1971 avec des collègues du laboratoire de Paléontologie du Muséum national d'Histoire naturelle de Paris (D. RUSSELL et D. SIGOGNEAU-RUSSELL). Nous avons réalisé là les premiers essais de lavage et tamisage, avec des résultats très positifs (ANTUNES *et al.* 1986). Enfin, il convient de mentionner les études *in* ANTUNES & PAIS, *op. cit.* Dans le même temps, António FERREIRA SOARES, de l'université de Coimbra, présentait de nouvelles données concernant le Baixo Mondego à Taveiro; cet auteur fait en particulier mention (1966) de la présence de fossiles, fossiles qu'avait indépendamment signalés Giuseppe MANUPPELLA des Services géologiques. C'est avec l'accord de ces collègues que l'un de nous publia une

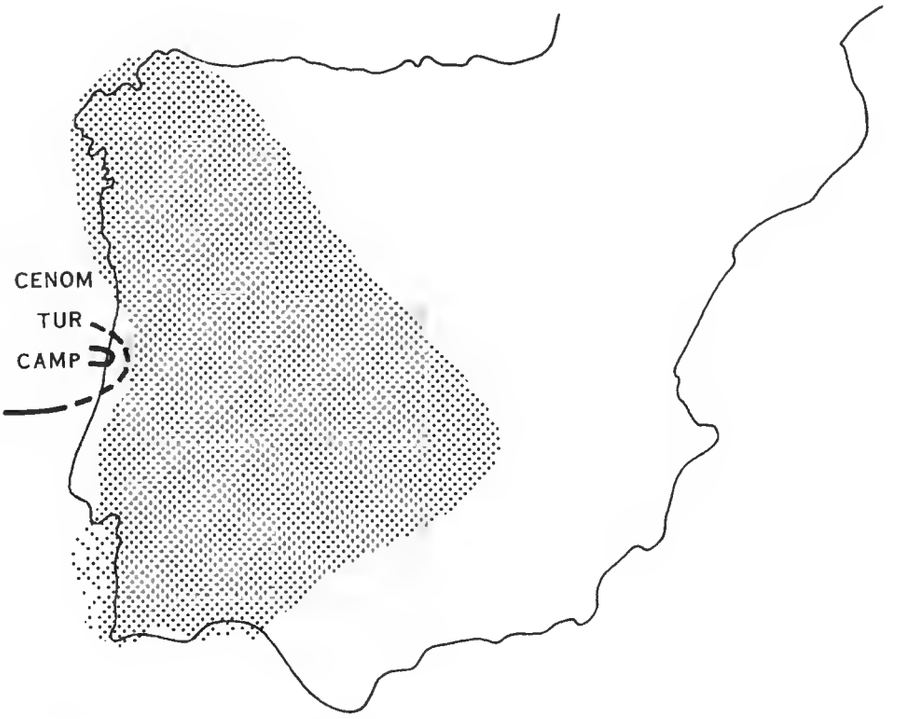



FIG. 2. — Carte schématique de la péninsule Ibérique montrant le rétrécissement du golfe ouest-portugais depuis le Cénomanien (CENOM) à travers le Turonien (TUR) jusqu'au Campanien (CAMP); au Maastrichtien, toute l'aire était émergée.

première note faisant mention de nos premiers résultats (ANTUNES & PAIS 1978), à la suite de quoi Rui PENA DOS REIS (université de Coimbra) et Cristina BERNARDO (université d'Aveiro) entreprirent des études lithostratigraphiques des unités en cause.

Le matériel paléontologique récolté à Aveiro, Viso et Taveiro justifiait des études pluridisciplinaires, dont une partie seulement fut publiée. Celles concernant les dinosaures, chéloniens et mammifères furent réalisées dans le cadre d'un accord INIC/ JNICT/ CNRS France. Parmi les travaux publiés, citons la révision de *Rosasia* (ANTUNES & DE BROIN 1988), des communications concernant les mammifères (ANTUNES *et al.* 1986) et les dinosaures (ANTUNES & SIGOGNEAU-RUSSELL 1991, ANTUNES & SIGOGNEAU 1992). L'ensemble faunique est l'un des plus riches d'Europe pour cette époque (Maastrichtien). Ces collections proviennent donc essentiellement de trois gisements du Crétacé tout à fait supérieur : Cerâmica do Vouga, Aveiro; Cerâmica do Mondego, à Taveiro; et à Viso, anciennes récoltes dans les tranchées de chemin de fer. Ces gisements sont à peu près contemporains et se sont constitués près de la bordure occidentale du « massif hespérique »[1], après le recul d'un golfe dont l'apogée se situe au Cénomanien, et dont le dernier vestige aurait couvert une aire restreinte autour de Mira, où fut trouvée une faune marine du Campanien supérieur (Fig. 2).

## GISEMENTS, PALÉONTOLOGIE ET PALÉOÉCOLOGIE

Pour la description des gisements (Cerâmica do Vouga à Aveiro, Cerâmica do Mondego à Taveiro, tranchée du chemin de fer à Viso) (Fig. 3), se reporter à ANTUNES & PAIS 1978, ANTUNES & DE BROIN 1988, ANTUNES & SIGOGNEAU 1992.

À Viso, furent récoltés, au siècle dernier, des fossiles d'invertébrés et de vertébrés, ces derniers étudiés par SAUVAGE (1897-1898) et partiellement révisés par les auteurs (1991).

À Aveiro ont été récoltés une faune appauvrie de mollusques à *Corbicula*, des crustacés (y compris *Cizicus*), de rares sélaciens (qui nous renseignent sur les communications avec la mer), des poissons lépisostéidés et autres actinoptérygiens, des amphibiens, la tortue *Rosasia*, des squamates (incluant quelques jeunes mosasaures), des crocodiles et des dinosaures. Du point de vue climatique, ces fossiles témoignent d'un climat subtropical (voir ci-dessous). À Taveiro fut retrouvée une partie des éléments connus à Aveiro, mais avec une plus grande abondance de dinosaures, et surtout des mammifères.

La comparaison des conditions lithologiques et faunistiques des deux gisements a alors permis de caractériser la région d'Aveiro comme constituée, au Crétacé terminal, de « mudflats » plus ou moins semblables à ceux des Everglades en Floride; tandis que Taveiro (un peu plus récent?) présente un caractère continental plus accentué sous un climat plus aride. En ce qui concerne les mammifères, deux points sont à signaler : d'une part la relative variété observée confirme que l'individualisation des ordres modernes a débuté avant la fin du Crétacé. D'autre

1. « Maciço Hespérico », massif hercynien qui constitue le « noyau dur » de la péninsule Ibérique, et qui est comparable aux Massifs armoricain et central français.

part, la présence d'un possible marsupial pourrait suggérer une immigration venue du Nord, et ce avant le Tertiaire.

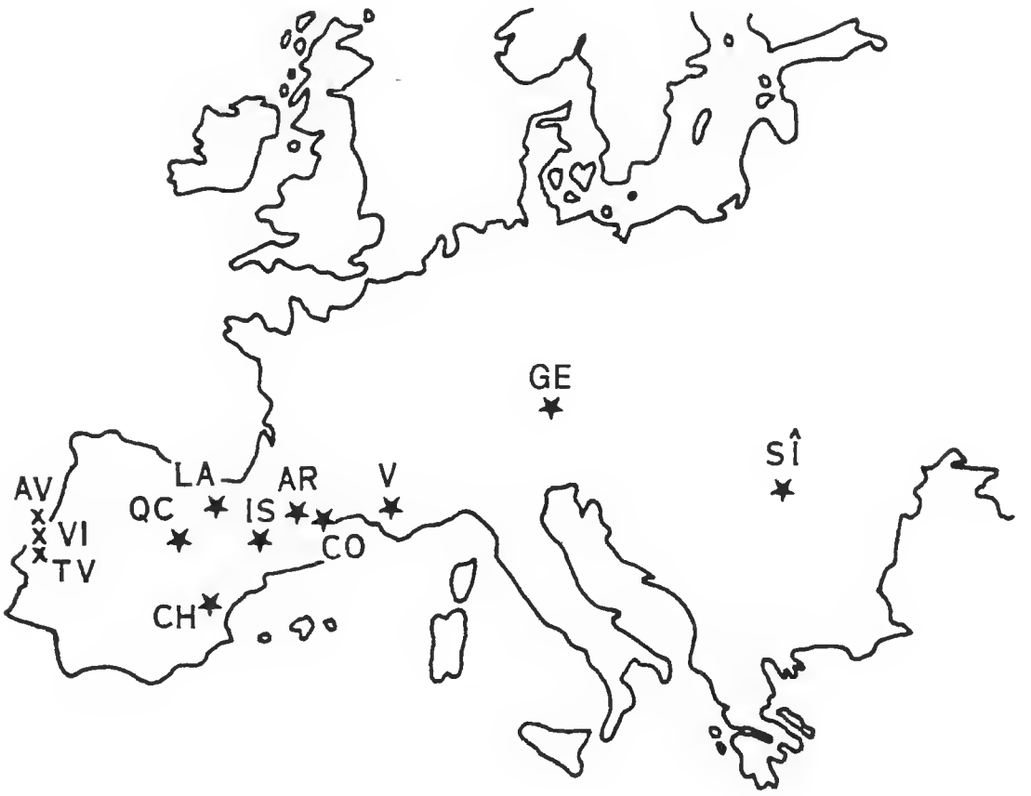



FIG. 3. — Sites à dinosaures maastrichtiens au Portugal (AV, Aveiro; VI, Viso; TV, Taveiro) et ailleurs en Europe : Espagne (CH, Chera; QC, Quintanilla del Coco; LA, Laño; IS, Isona); France (AR, Ariège; CO, Corbières; V, Var); Allemagne (GE, Gerhartsreiter Schichten); et Roumanie (Sî, Sînpetru). D'après PEREDA-SUBERBIOLA 1992, modifié.

Chez les dinosaures, treize taxons ont été dénombrés (Tableau 1), presque tous de taille petite à très petite : même les plus grands (de l'ordre de 10 m au maximum) sont nettement plus petits que les géants du Jurassique supérieur et du Crétacé inférieur (20 m et plus) trouvés au Portugal même. Leurs ressemblances vont plutôt avec des formes contemporaines d'Europe bien sûr (sud de la France, Espagne et Roumanie : ASTIBIA *et al.* 1991; GRIGORESCU *et al.* 1985; POL *et al.* 1992; WEISHAMPEL *et al.* 1991), mais aussi d'Asie et d'Amérique du Nord (alors que les dinosaures du Crétacé terminal franco-basque, révèlent plutôt des rapports avec l'Afrique, voire l'Amérique du Sud). Ces petits dinosaures portugais représentent des formes très évoluées comme on en trouve habituellement à la fin du Crétacé.

Enfin, il faut signaler qu'aucune discordance ni hiatus évidents ne séparent, à Taveiro, ces couches du Crétacé de celles du Sparnacien où ne persiste évidemment aucun survivant de la faune précédente. On peut toutefois se demander si les deux faunes d'Aveiro et Taveiro, avec leurs caractères écologiques et lithologiques si différents, sont contemporaines. S'il y a diachronisme, celle de Taveiro serait la plus moderne; il n'est même pas tout à fait exclu qu'il ne

TABLEAU 1. — Dinosaures identifiés dans le Maastrichtien du Portugal et représentés, par un taxon identique ou très proche (entre parenthèses), en d'autres régions du globe. *, *Rhabdodon priscus*; une autre forme, *Pararhabdodon isonense* à Sant Romà d'Abelia (Tremp, Espagne); en France, également du *R. priscus*.

| Taxa | PORTUGAL | | | ESPAGNE | | AUTRES REGIONS | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | Aveiro | Viso | Taveiro | Laño | Quintanilla del Coco | France (Sud) | Roumanie | USA | Argent | Mongolie |
| SAURISCHIA | | | | | | | | | | |
| THEROPODA | | | | | | | | | | |
| Cf. Troodontidae | ● | | ● | | | | | (●) | (●) | (●) |
| Cf. Dromaeosauridae | ● | | ● | | ● | ● | ● | (●) | | (●) |
| Fam. aff. Megalosauridae (A) | ● | ● | | | | ● | | | (●) | |
| Fam. aff. Megalosauridae (B) | | | ● | | | ?Abelisauridae | | | | |
| Cf. Coeluridae | | | | | | | | | | |
| *Euronychodon portucalensis* | | | ● | | ● | | | (●) *(Paronychodon)* | | |
| Fam. aff. Coeluridae (A) | ● | | ● | | | | | | | |
| Fam. aff. Coeluridae (B) | | | ● | | | | | | | |
| Fam. aff. Coeluridae (C) | ● | | ● | | | | | | | |
| Theropoda indét. (A) | ● | ● | ● | | | | | | | |
| Theropoda indét. (B) | | | ● | | | | | | | |
| SAUROPODA | | | | | | | | | | |
| Titanosauridae (petit) | | | ● | ●? | | ● | ● | | | |
| ORNITHISCHIA | | | | | | | | | | |
| ORNITHOPODA | | | | | | | | | | |
| Nodosauridae | | | | | | ● | ● | | | |
| *Taveirosaurus costai* | | | ● | ● | ? | | | | | |
| ORNITHOPODA indét. | | | ● | (●)* | | (●)? | (●)? | | | |

puisse s'agir de la base du Paléocène inférieur, ce qui diminuerait l'intervalle de temps la séparant de la faune du site important de Silveirinha (Sparnacien), situé dans la même région du Bas Mondego mais plus haut dans la même unité lithostratigraphique.

## EXTINCTION

Comme nous l'avons déjà mentionné, la problématique du phénomène des extinctions est d'un intérêt capital. Celle des dinosaures a été abordée de multiples fois par de nombreux auteurs; certains même n'ont pas hésité à présenter avec conviction des hypothèses complètement gratuites, comme un empoisonnement par les plantes ou la chasse par des extraterrestres...

Sur un mode moins fantaisiste, deux écoles s'opposent actuellement : les théories catastrophistes (extinction ne portant que sur quelques milliers à quelques dizaines de milliers d'années) et les théories gradualistes (plusieurs millions d'années). Les premières se placent dans la ligne des doctrines défendues par les paléontologues du siècle dernier, comme Georges CUVIER ou Alcide D'ORBIGNY. Elles postulent que l'extinction des dinosaures, comme celle de nombreux autres groupes de vertébrés et d'invertébrés (par exemple les mollusques, KOCH 1991), fut sou-

daine (géologiquement parlant) et provoquée par des agents externes, plus précisément par la chute d'une énorme météorite ou d'un astéroïde, ou par des éruptions volcaniques : ces événements auraient entraîné successivement l'obscurcissement de l'atmosphère, le ralentissement de la photosynthèse, un refroidissement prolongé, la chute de pluies acides, etc. Soutenues depuis de nombreuses années, ces hypothèses ont trouvé un nouvel appui dans les travaux du physicien Luiz ALVAREZ et de son fils le géologue Walter ALVAREZ (1980). Ces travaux ont révélé la présence, dans des argiles de l'extrême fin du Crétacé, et ce en différents points du globe, d'une teneur en iridium tout à fait anormale (*iridium anomaly*) ; une telle concentration de ce platinoïde habituellement très rare dans l'écorce terrestre, ne pouvait, selon ces auteurs, s'expliquer que par une origine cosmique (même la teneur du manteau terrestre en platinoïdes est beaucoup plus faible), attestant ainsi de la survenue dans l'atmosphère terrestre d'un énorme corps extraterrestre. La découverte du cratère de Manson aux États-Unis, et celui de Chicxulub au Yucatan, de 180 km de diamètre (peut-être même 300 km selon SHARPTON *et al.* 1993), ainsi que les nombreuses analyses effectuées sur les sédiments de ce cratère (ex. MCKINNON 1992 ; HILDEBRAND 1993), tendent à conforter cette hypothèse, ainsi que les conséquences brutales et globales de l'impact. Par ailleurs, les rapports des isotopes du carbone chez les fossiles planctoniques et benthiques à la limite Crétacé-Tertiaire suggèrent la combustion d'une masse considérable de biomasse terrestre à ce niveau (IVANY & SALAWITCH 1993). Et surtout l'étude récente au microscope électronique à transmission des quartz choqués trouvés dans les sédiments de la limite C-T (ROCCHIA 1993) ne laisse guère de doute sur leur origine : un choc d'une extrême intensité. Il reste pourtant à expliquer que de fortes concentrations en iridium n'aient pu être détectées en certains points du globe, par exemple au Maroc (NOUBHANI 1993 ; SOUCINI 1990) où la transition Crétacé-Tertiaire est pourtant bien représentée et a été minutieusement explorée. Par ailleurs, pour les cinq autres extinctions majeures qui ont été observées depuis le Précambrien, la chute d'un corps extraterrestre éventuellement responsable, donc un cratère, n'est connu actuellement que dans un seul cas (Trias supérieur, ± 214 Ma, cratère de Manicouagan, au Canada ; HODYCH & DUNNING 1992).

En ce qui concerne le volcanisme, les énormes éruptions productrices des Trapps de l'Inde sont bien, partiellement au moins, synchrones des évènements qui nous occupent ; mais la quantité d'iridium engendrée par ces éruptions reste beaucoup plus faible que celle observée à certains points de la limite Crétacé-Tertiaire. Enfin, ce qui est contestable, c'est l'effet destructeur de ces éruptions à l'échelle du globe, et ce dans un délai suffisamment rapide. Et il ne faut surtout pas oublier que l'extinction n'est qu'une face du problème ; il reste à expliquer la survivance de nombreux autres groupes dans des conditions aussi adverses (CLEMENS & NELMS 1993 ; MORELL 1993).

Le succès de ces hypothèses catastrophistes est d'ailleurs en partie le reflet d'une époque où la physique et l'astronomie ont pris, dans l'enseignement et dans l'intérêt général, le pas sur les sciences naturelles : il existe indubitablement une relation entre la vision du monde et les théories scientifiques d'une époque (TAQUET 1993). D'un autre côté, leur rejet initial par les paléontologistes témoigne de l'attitude traditionnellement prudente des naturalistes, plus favorables aux théories gradualistes.

Celles-ci affirment au contraire que l'extinction des dinosaures, comme celle de nombre de leurs contemporains, s'est produite en douceur, par le jeu normal de l'évolution, mais aussi à la suite de modifications graduelles et répétitives du milieu (en particulier le refroidissement

progressif accompagnant la régression de la fin du Crétacé, GINSBURG 1964). C'est en tous cas ce qui s'est apparemment produit en de nombreux points du globe, en particulier dans les régions insulaires comme l'était, au moins depuis le Cénomanien, le noyau de ce qui constitue aujourd'hui la péninsule Ibérique.

Cet état insulaire est en effet peu favorable à la survivance des grandes formes : plus un animal est grand, plus grande est l'aire dont il a besoin pour vivre, même dans des conditions climatiques favorables (un éléphant peut devoir se déplacer sur plus de 50 km par jour pour se nourrir; au contraire, un petit lézard peut se contenter de quelques mètres carrés). Dans cet environnement, les dinosaures géants étaient donc particulièrement vulnérables aux fluctuations climatiques, telles celles consécutives à la transgression du Cénomanien qui a vu disparaître, en Europe, une partie des grands sauropodes, il y a 95 millions d'années environ; les titanosauridés sont cependant restés abondants dans le Crétacé supérieur d'Europe occidentale (BUFFETAUT *et al.* 1989; ASTIBIA *et al.* 1991); mais même les sauropodes signalés par PEREDA-SUBERBIOLA (1992), avec quelque 10 m de longueur, restent très en deçà des formes géantes ayant peuplé l'Europe; de même, l'iguanodonte du gisement maastrichtien de Sant Romà d'Abella (Tremp, Lleida, Espagne) : *Pararhabdodon isonense* (CASANOVAS-CLADELLAS *et al.* 1993) n'atteignait probablement pas, en volume ou en poids, le tiers de celui des iguanodontes du Jurassique supérieur-Crétacé inférieur, *Iguanodon mantelli* et *I. bernissartensis*. Le climat a alors profondément changé, les aires émergées ayant été réduites de façon drastique (Fig. 1); la fragmentation de ces aires a conduit à la rapide spéciation et la diversification des petits dinosaures et, nous l'avons déjà mentionné, à la disparition des géants (ces derniers ont persisté plus longtemps sur les grandes masses continentales). Un parallélisme peut être établi avec les îles méditerranéennes, avec les îles Célèbes ou de Timor, qui furent le siège, au Quaternaire, d'un appauvrissement des faunes mammaliennes, accompagné d'un phénomène de nanisme des grandes formes et de gigantisme des petites formes.

À la transgression cénomanienne a succédé, à la fin du Crétacé, une régression générale et accentuée, en fait l'une des plus importantes des temps mésozoïques; mais le rétablissement des communications terrestres serait intervenu trop tard pour avoir permis un nouvel enrichissement des faunes de dinosaures par immigration; et l'aggravation des conditions climatiques consécutives à ces régressions qui va, au moins localement, à la fin du Crétacé, jusqu'à l'aridité (sables rougeâtres de Taveiro; flore des sables d'Esgueira, près d'Aveiro, LAUVERJAT & PONS 1978), eut pour résultat la réduction des zones tropicales humides. De telles conditions furent fatales aux petites formes restantes; de même que fut fatale à de nombreux organismes marins la réduction des océans et la chute des températures : un refroidissement important est clairement détecté dans les eaux téthysiennes dès le Maastrichtien inférieur (LÉCUYER *et al.* 1993).

Les données dont on dispose actuellement dans la péninsule Ibérique et plus particulièrement au Portugal confirment ce scénario : de très grands dinosaures ont pullulé jusqu'au Cénomanien, comme en témoignent fossiles, et pistes si nombreuses qu'elles sont presque banales (LAPPARENT & ZBYSZEWSKI 1957 pour le Jurassique; ANTUNÈS 1976 pour le Crétacé inférieur; SANTOS *et al.* 1992 pour le Cénomanien); et les faunes de dinosaures du Crétacé terminal d'Aveiro et Taveiro (comme les faunes espagnoles de Laño et Quintanilla del Coco) montrent, malgré leur relative richesse, un caractère décadent et appauvri, avec de rares animaux de taille moyenne et une majorité de très petites formes. Ces petites formes sont surtout représentées par des dents, mais ces éléments

sont parfois si caractéristiques qu'ils ont permis la reconnaissance de nouveaux taxa, tels *Euronychodon portucalensis* et *Taveirosaurus costai* (ANTUNES & SIGOGNEAU-RUSSELL 1991).

À noter que LAPPARENT (1947) remarquait déjà, à propos des dinosaures du Crétacé supérieur du midi de la France : « Tous les groupes de dinosauriens... sont représentés par des formes nullement géantes » ; par ailleurs, le lien entre nanisme et insularité avait déjà été signalé par NOPCSA (1923), puis WEISHAMPEL *et al.* (1993) pour les dinosaures du Crétacé terminal de Transylvanie, et fut également admis pour des hadrosauriens du Maastrichtien (LE LŒUFF *et al.* 1994 ; WELLNHOFER 1994) ; et le « *new nodosaurid* » de Laño (PEREDA-SUBERBIOLA 1992, 1993), sans doute identique à *Taveirosaurus costai* Antunes & Sigogneau-Russell, 1991, est associé par ses auteurs à d'autres « *presumably dwarf insular forms* ». L'insularité a bien dû prévaloir en effet en Ibérie au Crétacé supérieur, même si des communications (directes ou indirectes) restaient possibles avec le sud de la France et l'Afrique du Nord d'une part, avec la Transylvannie d'autre part (WEISHAMPEL 1991).

Il faut insister sur le fait que nous ne disposons pas, pour la péninsule Ibérique, d'une succession bien documentée de faunes du Crétacé supérieur : nous n'avons, au Portugal, aucun élément concernant les dinosaures du Turonien au Campanien, et les données encore limitées concernant ces niveaux en Espagne ne permettent pas de combler cette importante lacune. Mais notre but n'était pas tant de prouver le déclin graduel des faunes dinosauriennes, que de mettre en évidence la différence entre celles du Cénomanien et celles du Maastrichtien sur les régions insulaires de l'Europe occidentale.

## CONCLUSION

En conclusion, il convient de moduler les affirmations des différentes écoles, et peut-être même d'envisager un scénario différent selon la latitude (KELLER *et al.* 1993) ou les conditions paleobiogéographiques : le cas des nodosaures (ankylosauriens) d'Europe et d'Amérique du Nord est à cet égard instructif (PEREDA-SUBERBIOLA 1992). En outre, plusieurs facteurs ont pu intervenir pour l'hallali, et les évènements catastrophiques dont les traces sont indubitables, comme les quartz choqués ou la concentration d'iridium, ont certainement joué un rôle, peut-être même décisif sur de grandes aires continentales. Mais il est clair que, sur des aires insulaires au moins, l'extinction des dinosaures fut essentiellement progressive ; et le Portugal – plus précisément l'aire de Beira Litoral – en est à cet égard un des meilleurs indicateurs : une série de « stress écologiques » se sont vraisemblablement succédé, qui ont conduit à la disparition graduelle d'une partie de la faune et de la flore terrestres et marines ; et puis les nostalgiques peuvent se consoler : les dinosaures n'ont pas disparu totalement. Il est maintenant admis que de petits coelurosaures jurassiques sont à l'origine des oiseaux ; nous avons donc, à défaut des dinosaures eux-mêmes, leurs « héritiers ».

**Remerciements**

Ce travail a été effectué dans le cadre du projet n° 27 entre URA 12 CNRS (France) et Centro de Estratigrafia e Paleobiologia de Universidade Nova de Lisboa / JNICT-INIC (Portugal) : « programme de coopération franco-portugais de biostratigraphie et paléoécologie (Crétacé terminal-Paléogène) ».

*Manuscrit soumis pour publication le 23 janvier 1995 ; accepté le 20 décembre 1995.*

## RÉFÉRENCES


ALVAREZ L. W., ALVAREZ W., ASARO F. & MICHEL H. V. 1980. — Extraterrestrial cause for the Cretaceous-Tertiary extinctions. *Science* **208**: 1095-1108.

ANTUNES M. T. 1976. — Dinossáurios eocretácicos de Lagosteiros. *Ciências da Terra* (UNL): 5-35.

ANTUNES M. T. & BROIN F. DE 1988. — Le Crétacé terminal de Beira Litoral, Portugal : remarques stratigraphiqes et écologiques, étude complémentaire de *Rosasia soutoi* (Chelonii, Bothremydidae). *Ciências da Terra* (UNL), Lisboa **4** : 153-200.

ANTUNES M.T. & PAIS J. 1978. — Notas sobre depósitos de Taveiro (Estratigrafia, Paleontologia, Idade, Paleoecologia). *Ciências da Terra* (UNL), Lisboa **4**: 109-128.

ANTUNES M.T., SIGOGNEAU-RUSSELL D. & RUSSELL D. 1986. — Sur quelques dents de Mammifères du Crétacé supérieur de Taveiro, Portugal (note préliminaire). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, II **303** (13) : 1247-1250.

ANTUNES M.T. & SIGOGNEAU-RUSSELL D. 1991. — Nouvelles données sur les Dinosaures du Crétacé supérieur du Portugal. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, II **313** : 113-119.

ANTUNES M.T. & SIGOGNEAU D. 1992. — La faune de petits Dinosaures du Crétacé terminal portugais. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal* **78** (1): 49-62.

ASTIBIA H., BUFFETAUT E., BUSCALIONI A. D., CAPPETTA H., CORRAL C., ESTES R., GARCIA-GARMILLA F., JAEGER J.-J., JIMÉNEZ-FUENTES E., LE LŒUFF J., MAZIN M., ORUE-ETXBARRIA X., PEREDA-SUBERBIOLA J., POWELL J. E., RAGE J. C., RODRIGUEZ-LAZARO J., SANZ J. L. & TONG H 1991. — The fossil vertebrates from Laño (Basque Country, Spain); new evidence on the composition and affinities of the Late Cretaceous continental faunas of Europe. *Terra Nova* **2** (5): 460-466.

BUFFETAUT E., CLOTTES P., CUNY G., DUCROCQ S., LE LŒUFF J., MARTIN M., POWELL J. F., RAYNAUD C & TONG H. 1989. — Les gisements de dinosaures maastrichtiens de la haute vallée de l'Aude (France) : premiers résultats des fouilles de 1989. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, II **309** : 1723-1727.

BUFFETAUT E., MARANDAT B. & SIGÉ B. 1986. — Découverte de dents de Deinonychosaures (Saurischia, Theropoda) dans le Crétacé supérieur de la France. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, II **303** : 1393-1396.

BUFFETAUT E., MÉCHIN P. & MÉCHIN-SALESSY A. 1988. — Un dinosaure théropode d'affinités gondwaniennes dans le Crétacé supérieur de Provence. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, II **306** : 153-158.

CARRINGTON DA COSTA J. 1940. — Um novo quelónio fóssil. *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa XXI : 107-125.

— 1958. — Novos metatipos para o género *Rosasia* (Testudinata, Pelomedusidae). *Comunicações dos Serviços Geológicos de Portugal*, Lisboa **XLII** : 5-30.

CASANOVAS-CLADELLAS M.-L., SANTAFÉ-LLOPIS J. V. & ISIDRO-LLORENS A. 1993. — *Pararhabdodon isonense*, n. gen. n. sp. (Dinosauria). Estudio morfologico, radio-tomografico y consideraciones biomecanicas. *Paleontologia i Evolució* **26-27** : 121-132.

CLEMENS W. A. & NELMS L. G. 1993. — Paleoecological implications of Alaskan terrestrial vertebrate fauna in latest Cretaceous time at high paleolatitudes. *Science* **21**: 503-506.

CHOFFAT P. 1900. — Recueil de monographies stratigraphiques sur le système crétacique du Portugal. Le Crétacique supérieur au nord du Tage. *Memórias da Direcçao dos Serviços Geológicos de Portugal*, Lisbonne, 287 p.

GINSBURG L. 1964. — Les régressions marines et le problème du renouvellement des faunes au cours des temps géologiques. *Bulletin de la Société géologique de France*, 7e série **6** (1) : 13-22

GRIGORESCU D., HARTENBERGER J.-L., RADULESCU C., SAMSON P. & SUDRE J. 1985. — Découverte de Mammifères et Dinosaures dans le Crétacé supérieur de Pui (Roumanie). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, II **301** : 1365-1368.

HILDEBRAND R. 1993. — The Cretaceous-Tertiary boundary impact (or the dinosaurs didn't have a chance). *Journal of the Royal Astronomical Society of Canada*, **87**: 77-117.

HONYCH J. P. & DUNNING G. R. 1991. — Did the Manicouagan impact trigger end-of-Triassic mass extinction? *Geology* **20** (1): 51-54.

IVANY L. C. & SALAWITCH R. J. 1993. — Carbon isotopic evidence for biomass burning at the K-T boundary. *Geology* **21** (6): 487-490.

KELLER G., BARBERA E., SCHMITZ & MATTSON 1993. — Gradual mass extinction, species survivorship, and long-term environmental changes across the Cretaceous-Tertiary boundary in high latitudes. *Geological Society of America, Bulletin* **105** (8): 979-997.

KOCH C. F. 1991. — Species extinction across the Cretaceous-Tertiary Boundary : observed patterns versus predicted sampling effects, stepwise or otherwise? *Historical Biology* **5**: 355-361.

LAPPARENT A. F. 1947. — Les Dinosauriens du Crétacé supérieur du Midi de la France. *Mémoires de la Société Géologique de France* (n.s.) **56** : 54 p.

LAPPARENT A. F. & ZBYSZEWSKI G. 1957. — Les Dinosauriens du Portugal. *Memórias, Serviços Geológicos de Portugal*, n. ser. **2**: 1-63.

LAUVERJAT J. & PONS D. 1978. — Le gisement sénonien d'Esgueira (Portugal) : stratigraphie et flore fossile. *103e Congrès National des Sociétés Savantes*, Nancy, Sciences **2** : 119-137.

LÉCUYER C., GRANDJEAN P., O'NEIL J. R., CAPPETTA H. & MARTINEAU F. 1993. — Thermal excursions in the ocean at the Cretaceous-Tertiary boundary (northern Morocco): record of phosphatic fish debris. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **105**: 235-243.

LE LŒUFF J., BUFFETAUT E. & MARTIN M. 1994. — The last stages of dinosaur faunal history in Europe : a succession of Maastrichtian dinosaur assemblages from the Corbières (southern France). *Geological Magazine* **131** (5): 625-630.

MCKINNON W. B. 1992. — Killer acid at the K/T boundary. *Nature* **357**: 15-16.

MORELL V. 1993. — How lethal was the K-T impact? *Science* **261**: 1518-1519.

NOUHBANI A. 1993. — Les Sélaciens des bassins à phosphate du Maroc (Maastrichtien-Lutétien). Systématique – Biostratigraphie – Évolution et dynamique des faunes. Thèse Université de Montpellier, 293 p.

NOPCSA F. 1923. — On the geological importance of the primitive reptilian fauna in the uppermost Cretaceous of Hungary. *Quaterly Journal of the Geological Society of London* **74**: 100-116.

PEREDA-SUBERBIOLA J. 1992. — A revised census of European Late Cretaceous nodosaurids (Ornithischia : Ankylosauria): last occurrence and possible extinction scenarios. *Terra Research* **4**: 641-648.

— 1993. — Un dinosaure cuirassé (Ornithischia, Ankylosauria), du Crétacé supérieur de Laño (Bassin Basco-Cantabrique). *Paleontologia i Evolució* **26-27** : 231-235.

POL C., BUSCALIONI A. D., CARBALLEIRA J., FRANCÈS V., MARTINEZ N. L., MARANDAT B., MORATELLA J. J., SANZ J.-L., SIGÉ B. & VILLATTE J. 1992. — Reptiles and mammals from the Late Cretaceous new locality Quintanilla del Coco (Burgos Province, Spain). *Neues Jahrbuch für Mineralogie, Geologie und Paläontologie, Abhandlungen* **184** (3): 279-314.

ROCCHIA R. 1993. — La catastrophe de la fin de l'ère Secondaire. *La Recherche* **24** : 1344-1353.

SANTOS V. F., MORATALLA J. J., DANTAS P. M., CACHÃO M. A., SILVA C. M. & COKE C. J. 1992. — Pistas de dinossáurios do Cretácico superior da região de Lisboa (Portugal). Problemas de interpretação de uma pista de pegadas subcirculares. *III Congresso Geologico de España y VIII Congreso Latinoamericano de Geologia, Salamanca 1992. Actas* **1**: 565-569.

SAUVAGE H. E. 1897-1898. — Vertébrés fossiles du Portugal. Contribution à l'étude des poissons et des reptiles du Jurassique et du Crétacique. *Memórias da Direcção dos Trabalhos geológicos de Portugal*, Lisboa : 1-47.

SHARPTON V. L., BURKE K., CAMARGO-ZANOGUERA A., HALL S. A., LEE D. S., MARIN L. E., SUÁREZ-REYNOSO G., QUEZEDA-MUÑETON J. M., SPUDIS P. D. & URRUTIA-FUCUGAUCHI J. 1993. — Chicxulub multiring impact basin size and other characteristics derived from gravity analysis. *Science* **261** (5128): 1564-1567.

SOARES A. F. 1966. — Estudo das formações pós-jurássicas da região de entre Sargento-Mor e Montemor-o-Velho (margem direita do rio Mondego). *Memórias e Notícias*, Coimbra **62**: 343 p.

SOUCINI M. J. 1990. — Palynologie des phosphates des Ouled Abdoun (Maroc). Biostratigraphie et environnements de la phosphatogénèse dans le cadre de la crise Crétacé-Tertiaire. Thèse Université Louis Pasteur, Strasbourg, 243 p.

STANLEY S. M. 1984. — Marine mass extinctions: a dominant role for temperature. *In* M. H. NITECKI (ed.). *Extinctions*: 69-117.

TAQUET P. 1993. — Les Dinosaures, grandeur et décadence. *La Vie des Sciences, Comptes Rendus* **10** (4) : 265-284.

WEISHAMPEL D. B., GRIGORESCU D. & NORMAN D. B. 1991. — Dinosaurs of Transylvania: Island Biogeography in the Late Cretaceous. *National Geographic Research and Exploration* **7** (2): 1-17.

WEISHAMPEL D. B., NORMAN D. B. & GRIGORESCU D. 1993. — *Telmatosaurus transsylvanicus* from the Late Cretaceous of Romania : the most basal hadrosaurid dinosaur. *Paleontology* **36** (2): 361-385.

WELLNHOFER P. 1994. — Ein Dinosaurier (Hadrosauridae) aus der Oberkreide (Maastricht, Helvetikum-Zone) des bayerischen Alpenvorlandes. *Mitteilungen der Bayerischen Staatssamlung für Paläontologie und historische Geologie* **34**: 221-238.

*Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 4e série, **18**, 1996
Section C, n° 4 : 607-614

# Description of a new species of subfossil lapwing (Aves, Charadriiformes, Charadriidae, Vanellinae) from Madagascar

by Steven M. GOODMAN

**Abstract.** — Two humeri recovered from the subfossil site of Ampoza (near Ankazoabo) and Lamboharana (north of Toliara), Madagascar, are described as a new species of lapwing, *Vanellus madagascariensis*. This material, presumably dating from the Holocene, is the first evidence of this subfamily on Madagascar. *V. madagascariensis* is distinguished from other congeners by size and several osteological characters.

**Key-words.** — Subfossil, *Vanellus*, new species, Holocene, Madagascar.

## Description d'une nouvelle espèce de vanneau subfossile (Aves, Charadriiformes, Charadriidae, Vanellinae) de Madagascar

**Résumé.** — Une nouvelle espèce de vanneau, *Vanellus madagascariensis*, fait l'objet d'une description à partir de deux humerus provenant des dépôts subfossiles d'Ampoza (près d'Ankazoabo) et Lamboharana (nord de Toliara), Madagascar. L'âge estimé de ces fossiles est l'Holocène. Il met en évidence le premier témoignage de l'existence de cette sous-famille à Madagascar. *V. madagascariensis* se distingue des autres espèces du même genre par sa taille et plusieurs caractères ostéologiques.

**Mots-clés.** — Subfossiles, *Vanellus*, nouvelle espèce, Holocène, Madagascar.

S. M. GOODMAN, *Field Museum of Natural History, Roosevelt Road at Lake Shore Drive, Chicago, Illinois 60605, USA & WWF, Aires protégées, BP 738, Antananarivo (101), Madagascar.*

## INTRODUCTION

In recent years there has been a renewed interest in the Holocene birds of Madagascar, and it is now clear that over the past few millennia numerous species of endemic volant birds have gone extinct or their geographic ranges have greatly contracted. At least a portion of these changes are related to a natural process of aridification and waterbirds seemed to have been particularly affected (LANGRAND & GOODMAN 1994; GOODMAN & RAKOTOZAFY in press). The study of previously collected subfossil material in museums continues to provide new information on the magnitude of these changes.

In 1929, during the "*Franco-Anglo-Américaine*" expedition to Madagascar, Errol I. WHITE of the British Museum (Natural History) excavated subfossil sites in south-western Madagascar at Lamboharana, Itampolové, La Table, and Ankazoabo (WHITE 1930). At Lamboharana and Ankazoabo he recovered a wide variety of animal material, of which several hundred bird bones

FIG. 1. — Holotype of *Vanellus madagascariensis* (MNHN, MAD 5194) in palmar (left) and anconal view (right). Photograph by Diane WHITE. Scale bar: 2 cm.

were deposited in the Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, and in the American Museum of Natural History, New York. The majority of the bones represent aquatic bird species still extant on Madagascar. Within the Lamboharana and Ankazoabo collections there are two humeri of a shorebird species previously unknown to science and here it is proposed to call it:

## *Vanellus madagascariensis* n.sp.
(Fig. 1)

HOLOTYPE. — Right humerus, collections of the laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, MAD 5194 (Fig. 1). The element is complete and in excellent state of preservation.

LOCALITY OF HOLOTYPE. — Ankazoabo, Madagascar, and accessioned (1931.6) as part of 430 subfossils donated by "Mission Delacour envoi de Mr. Errol I. White, Assistant Keeper, Dept. of Geology, Brit.[ish] Mus.[eum] Nat.[ural] Hist.[ory]." The locality inscribed on the bone is "Ankazoabo". WHITE (1930) excavated a paleontological site near Ampoza, approximately 27 km east of Ankazoabo, and the type locality of *Vanellus madagascariensis* is designated as Ampoza (22°05'S – 44°44'E).

CHRONOLOGY AND STRATIGRAPHY OF HOLOTYPE SITE. — No radiometric date is available for the holotype of *Vanellus madagascariensis*. It is presumed to be Quaternary in age, probably Holocene, which is corroborated by two radiocarbon dates of subfossil bones excavated from Ampoza: 1910 ± 120 B.P. (1969, GaK-2309, MAHÉ & SOURDAT 1972), and 1350 ± 60 B.P. (Beta-72676 CAMS-13677, GOODMAN & RAKOTONDRAVONY 1996).

WHITE (1930: 231-232) described the setting of the two sites he excavated, although it is unknown exactly where the holotype of *V. madagascariensis* was found. "The first locality was in the valley of a small stream... Here a trial pit had already been dug, and fortunately the overburden, consisting of about 8 feet [2.5 m] of black earth, had been removed from a considerable area. However, there was then an 18-inch [46 cm] layer of limestone to be cleared away over most of it, and this presented much difficulty at times. Underneath this limestone were the fossiliferous layers consisting of two or three feet [0.6-0.9 m] of black mud and finally barren light-coloured sands, sometimes coloured bright blue and green. Selecting a spot in a bend of the stream, we soon unearthed a large quantity of bones, mostly hippopotamus, but also a few of *Aepyornis*, *Mullerornis*, and the great extinct lemurs." The second site "was more difficult than the first – in the middle was a spring of clean, fresh water which ran down to the Ampòza river 30 yards [27 m] away, and this had to be banked and drained away." Several other sites near Ampoza were excavated between 1921 and 1928 by groups associated with the *Académie Malgache* (summarized by CHANUDET 1975), in 1929 by Ljungquist (reported on by WIMAN 1935), and in the late 1960s by BATTISTINI (1971), the latter two authors provide further details on the local stratigraphic conditions.

MEASUREMENTS OF HOLOTYPE. — Greatest length 70.1 mm; proximal breadth 14.0 mm; distal breadth 10.8 mm; shaft breadth distal to Crista deltopectoralis 5.0 mm; shaft breadth proximal to Proc. supracondylaris dorsalis 6.4 mm; small breadth of shaft 4.3 mm. (Osteological terminology follows BAUMEL 1993).

PARATYPE. — Left humerus, collections of the Department of Vertebrate Paleontology, American Museum of Natural History, 3140. The element is intact and in good state of preservation except the distal condyles are somewhat eroded and the *Crista deltopectoralis* is broken.

LOCALITY OF PARATYPE. — Lamboharana, Madagascar, and part of the material excavated by Ramamonjy under Errol I. White's direction during the "*Franco-Anglo-Américaine*" expedition (WHITE 1930). Lamboharana (22°12'S – 43°14'E), also known as Lamboara, is located 135 km north of Toliara.

CHRONOLOGY AND STRATIGRAPHY OF PARATYPE SITE. — No information is available on the site excavated by Ramamonjy at Lamboharana. Several $^{14}C$ age estimates derived from animal bone excavated at Lamboharana date from the Holocene (MAHÉ & SOURDAT 1972; MACPHEE & BURNEY 1991).

MEASUREMENTS OF PARATYPE. — See Table 1.

DIAGNOSIS. — *Vanellus madagascariensis* is distinctly larger than all measured extant *Vanellus* with the exception of *V. miles* and *V. chilensis* (Table 1). Several living species of *Vanellus* are rare or not available in museum bird osteology collections, but these could be distinguished from *madagascariensis* on the basis of their

small size (*leucurus*, *lugubris*, and *superciliosus*) or eliminated on the basis of their distant and limited geographical ranges (*cinereus*, *macropterus*, *melanocephalus* and *resplendens*) (JOHNSGARD 1981).

*V. chilensis*, known from a variety of grassland habitats across much of South America (JOHNSGARD 1981), is similar in size and bone architecture to *madagascariensis*, although the former differs from the latter by having a more prominent Proc. supracondylaris dorsalis and a deeper and broader Fossa m. brachialis (Fig. 2A-B). *V. miles* of Australia and New Guinea is absolutely and proportionately larger than *madagascariensis* with a broader and more prominant Crista deltopectoralis and a distinctly different shaped Fossa m. brachialis (Fig. 2A-B).

## DISCUSSION

The genus *Vanellus*, often called lapwings, is distributed nearly worldwide and is composed of twenty-four species (BOCK 1958). The majority of species occur in tropical or sub-tropical areas. In warmer climates lapwings are found in a wide variety of habitats, from species entirely confined to marshes and lakes with floating aquatic vegetation to semidesert areas often considerable distances from water (JOHNSGARD 1981).

The occurrence of *Vanellus madagascariensis* in bone-bearing beds of Holocene age at Ampoza and Lamboharana in south-western Madagascar are the first known records of the subfamily Vanellinae on the island, which has been previously noted as conspicuously absent (*e.g.* DORST 1972). Thus, the question is not why lapwings never colonized Madagascar, but rather why they disappeared from the island during the past few millennia?

FIG. 2A. — Comparison of the humeri of large species of *Vanellus*. From left to right *V. chilensis* (FMNH 338388), *V. madagascariensis* (MNHN, MAD 5194), and *V. miles* (FMNH 106376). A, in palmal view. Photographs by Diane WHITE. Scale bar: 2 cm.

Within the bird bones collected in 1929 by WHITE at Ampoza and Lamboharana there are numerous extant species that occur in aquatic habitats (GOODMAN & RAKOTOZAFY in press), many of which no longer occur in this area of the island (LANGRAND 1990; GOODMAN *et al.* 1994). The high percentage of waterbirds at these sites is almost certainly a taphonomic artifact associated with deposition, but nonetheless provides insight into the level of change that has taken place in the past few thousand years. The same pattern of aquatic species disappearing during the Holocene has also been documented at other sites in south-western Madagascar (GOODMAN & RAKOTOZAFY in press) and appears related to a natural process of aridification. Further, numerous other extinct animals such as giant lemurs (*Archaeolemur*, *Hadropithecus*, *Mesopropithecus* and *Megaladapis*), hippopotamus, elephant birds, giant land tortoise (*Geochelone*), and an edentate-like animal (*Plesiorycteropus*) or locally extinct animals such as a giant rodent (*Hypogeomys*) have been recovered from these two sites (WIMAN 1935; VUILLAUME-RANDRIAMANANTENA 1982; MACPHEE 1994; GOODMAN & RAKOTONDRAVONY 1996).

On the basis of a 5000 years old fossil pollen record from a site in south-western Madagascar near Lamboharana and about 150 km WSW of Ampoza, BURNEY (1993) concluded that between 3000 and 2000 years B.P. this region became increasingly arid. Natural desiccation perhaps combined with human modification of the natural environment, which commenced less than 2000 years ago, must have had a significant impact on aquatic ecosystems. As the region became

FIG. 2B. — Comparison of the humeri of large species of *Vanellus*. From left to right *V. chilensis* (FMNH 338388), *V. madagascariensis* (MNHN, MAD 5194), and *V. miles* (FMNH 106376). B, in anconal view. Photographs by Diane WHITE. Scale bar: 2 cm.

TABLE 1. — Humerus measurements (mm) of the holotype and paratype of *Vanellus madagascariensis* and extant species of *Vanellus*. Measurements presented as mean ± standard deviation, minimum-maximum (n). In cases of three or less specimens the actual measurements are presented without descriptive statistics. See text (p. 609) for a description of measurements.

| Taxa | Greatest length | Width proximal | Width distal | Shaft Proc. super. dorsal. | Shaft Crista deltopect. | Minimum shaft-breadth |
|---|---|---|---|---|---|---|
| *V. madagascariensis* n.sp. | | | | | | |
| holotype MNHN MAD 5194 | 70.1 | 14.0 | 10.8 | 6.4 | 5.0 | 4.3 |
| paratype AMNH DVP 3140 | 72.8 | 14.0 | 10.6 | 6.7 | 5.0 | 4.1 |
| *V. albiceps* | 61.9 ± 1.82<br>59.3-63.7(5) | 12.5 ± 0.31<br>12.2-13.0(5) | 9.6 ± 0.26<br>9.3-9.9(5) | 5.4 ± 0.34<br>5.1-5.9(5) | 4.4 ± 0.21<br>4.2-4.7(5) | 3.7 ± 0.19<br>3.5-4.0(5) |
| *V. armatus* | 55.4 ± 1.56<br>52.7-57.9(19) | 11.7 ± 0.38<br>11.1-12.3(20) | 8.7 ± 0.22<br>8.4-9.0(20) | 5.0 ± 0.20<br>4.6-5.3(20) | 4.5 ± 0.28<br>3.9-4.9(20) | 3.6 ± 0.16<br>3.4-3.9(20) |
| *V. cayanus* | – | 8.9 | 7.5 | – | 3.3 | 2.7 |
| *V. chilensis* | 70.4 ± 2.39<br>67.2-74.7(10) | 14.0 ± 0.68<br>12.8-15.3(10) | 11.0 ± 0.45<br>10.2-11.8(10) | 6.4 ± 0.26<br>6.0-6.8(10) | 5.2 ± 0.17<br>4.9-5.5(10) | 4.3 ± 0.13<br>4.1-4.5(10) |
| *V. coronatus* | 57.5 ± 2.07<br>54.8-60.7(18) | 11.8 ± 0.41<br>11.3-12.7(18) | 9.0 ± 0.28<br>8.6-9.6(18) | 5.3 ± 0.14<br>5.0-5.6(18) | 4.4 ± 0.19<br>4.2-4.8(18) | 3.7 ± 0.16<br>3.4-4.1(18) |
| *V. crassirostris* | 59.5, 60.6<br>61.5 | 11.8, 12.1<br>12.2 | 8.7, 9.2<br>9.3 | 5.2, 5.3<br>5.4 | 4.6, 4.7<br>4.8 | 3.7, 3.7<br>3.8 |
| *V. duvaucelii* | 54.6 | 12.3 | 9.2 | 5.2 | 4.4 | 3.7 |
| *V. gregarius* | 58.7 | 13.9 | 9.5 | 5.2 | 5.1 | 4.0 |
| *V. indicus* | 58.8 ± 1.75<br>56.3-60.7(7) | 12.3 ± 0.41<br>11.6-12.7(7) | 9.5 ± 0.26<br>9.0-9.7(7) | 5.6 ± 0.24<br>5.2-6.0(7) | 4.8 ± 0.15<br>4.6-5.0(7) | 3.9 ± 0.11<br>3.7-4.0(7) |
| *V. malabaricus* | 53.2 | 13.2 | 8.4 | 5.2 | 5.2 | 3.7 |
| *V. melanopterus* | 53.8, 55.4 | 11.6, 11.8 | 8.6, 8.9 | 5.1, 5.0 | 4.5, 4.6 | 3.4, 3.8 |
| *V. miles* | 73.5 ± 4.8<br>69.1-80.0(6) | 14.5 ± 1.14<br>13.5-16.0(6) | 11.0 ± 0.79<br>10.2-11.9(6) | 6.4 ± 0.33<br>6.0-6.9(6) | 5.1 ± 0.16<br>4.9-5.3(6) | 4.4 ± 0.19<br>4.2-4.7(6) |
| *V. senegallus* | 65.5 ± 1.54<br>63.0-67.3(6) | 13.9 ± 0.43<br>13.0-14.3(7) | 10.4 ± 0.41<br>9.7-10.8(7) | 6.1 ± 0.24<br>5.7-6.4(7) | 5.1 ± 0.31<br>4.5-5.4(6) | 4.5 ± 0.41<br>3.8-4.9(6) |
| *V. spinosus* | 56.5 ± 1.87<br>52.3-59.5(13) | 12.2 ± 0.42<br>11.6-13.0(13) | 8.7 ± 0.22<br>8.4-9.0(13) | 5.3 ± 0.26<br>4.9-5.9(13) | 4.5 ± 0.21<br>4.2-4.9(13) | 3.7 ± 0.19<br>3.3-4.0(13) |
| *V. tectus* | 54.9 ± 2.81<br>51.3-57.7(5) | 11.5 ± 0.51<br>10.9-12.1(5) | 8.7 ± 0.21<br>8.5-9.0(5) | 5.0 ± 0.20<br>4.7-5.1(5) | 4.2 ± 0.38<br>3.8-4.8(5) | 3.4 ± 0.17<br>3.2-3.6(5) |
| *V. tricolor* | 55.6, 57.1<br>58.9 | 11.6, 11.9<br>12.3 | 8.3, 8.4<br>9.2 | 4.6, 4.9<br>5.3 | 3.9, 4.4<br>4.8 | 3.2, 3.5<br>3.7 |
| *V. vanellus* | 61.6 ± 1.46<br>59.2-65.1(15) | 13.4 ± 0.42<br>12.6-14.1(15) | 10.1 ± 0.24<br>9.7-10.6(15) | 5.9 ± 0.19<br>5.6-6.3(15) | 5.1 ± 0.25<br>4.9-5.8(15) | 4.2 ± 0.16<br>3.9-4.6(15) |

drier, species dependent on freshwater would have had to migrate to other areas of the island, resulting in a contraction of their range, or those less adaptable would have gone extinct. In more recent years areas of south-western Madagascar have been deforested, but this anthropogenic factor probably had little to do with the extinction of *Vanellus madagascariensis*.

**Acknowledgements**

I am indebted to D. GOUJET and H. LELIÈVRE for their hospitality during my visits to the laboratoire de Paléontologie, Muséum national d'Histoire naturelle, Paris. E. GAFFNEY, American Museum of Natural History (AMNH), allowed me to study subfossils under his care. G. BARROWCLOUGH, AMNH, New York; S. OLSON, National Museum of Natural History (USNM), Washington, D.C.; and R. PAYNE, University of Michigan Museum of Zoology (UMMZ), Ann Arbor, graciously provided access to modern comparative material under their care. C. MOURER-CHAUVIRÉ, R. PRUM, and L. M. A. RAKOTOZAFY provided comments on an earlier version of this paper.

*Manuscript submitted for publication on 17 July 1995; accepted on 27 December 1995.*

## REFERENCES

BATTISTINI R. 1971. — Conditions de gisement des sites de subfossiles et modifications récentes du milieu naturel dans la région d'Ankazoabo. *Taloha*, Antananarivo **4** : 19-27.

BAUMEL J. J. (ed.) 1993. — *Handbook of avian anatomy: Nomina Anatomica Avium*. Second Edition. Publication 23, Nuttall Ornithological Club, Cambridge, Massachusetts.

BOCK W. J. 1958. — A generic review of the plovers (Charadriinae, Aves). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology*, Cambridge, Massachusetts **118**: 27-97.

BURNEY D. A. 1993. — Late Holocene environmental changes in arid south-western Madagascar. *Quaternary Research*, Seattle **40**: 98-106.

CHANUDET C. 1975. — *Conditions géographique et archéologiques de la disparition des Subfossiles à Madagascar*. Mémoire de maîtrise, université de Bretagne Occidentale.

DORST J. 1972. — The evolution and affinities of the birds of Madagascar. *In* R. BATTISTINI & G. RICHARD-VINDARD (eds). *Biogeography and ecology in Madagascar*. W. Junk, The Hague: 615-627.

GOODMAN S. M. & RAKOTONDRAVONY D. 1996. — The Holocene distribution of *Hypogeomys* (Rodentia: Muridae: Nesomyinae) on Madagascar. *In* W. R. LOURENÇO (ed.). *Biogéographie de Madagascar*. ORSTOM, Paris: 283-293.

GOODMAN S. M., LANGRAND O. & RAZAFIMAHAIMODISON J.-C. 1994. — Les oiseaux. *In* S. M. GOODMAN & O. LANGRAND (eds). *Inventaire biologique Forêt de Zombitse. Recherches pour le Développement*, Série Sciences biologiques No. Spécial, Centre d'Information et de Documentation Scientifique et Technique, Antananarivo : 73-82.

GOODMAN S. M. & RAKOTOZAFY L. M. A. in press. — Subfossil birds from coastal sites in western and south-western Madagascar: a paleoenvironmental reconstruction. *In* S. M. GOODMAN & B. D. PATTERSON (eds). *Natural and human-induced change in Madagascar*. Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

JOHNSGARD P. A. 1981. — *The plovers, sandpipers, and snipes of the world*. University of Nebraska Press, Lincoln and London.

LANGRAND O. 1990. — *Guide to the birds of Madagascar*. Yale University Press, New Haven and London.

LANGRAND O. & GOODMAN S. M. 1995. — Monitoring Madagascar's ecosystems: a look at the past, present, and future of its wetlands. *In* T. B. HERMAN, S. BONDRUP-NIELSEN, J. H. MARTIN WILLISON & N. W. P. MUNRO (eds). *Ecosystem monitoring and protected areas*. Science and Management of Protected Areas Association, Wolfville, Nova Scotia: 204-214.

MACPHEE R. D. E. 1994. — Morphology, adaptations, and relationships of *Plesiorycteropus*, and a diagnosis of a new order of Eutherian mammals. *Bulletin of the American Museum of Natural History*, New York **220**: 1-214.

MACPHEE R. D. E. & BURNEY D. A. 1991. — Dating of modified femora of extinct dwarf *Hippopotamus* from southern Madagascar: implications for constraining human colonization and vertebrate extinction events. *Journal of Archaeological Science* **18**: 695-706.

MAHÉ J. & SOURDAT M. 1972. — Sur l'extinction des Vertébrés subfossiles et l'aridification du climat dans le Sud-Ouest de Madagascar. *Bulletin de la Société géologique de France* **14** : 295-309.

VUILLAUME-RANDRIAMANANTENA M. 1982. — *Contribution à l'étude des os long des lémuriens subfossiles Malgaches*. Doct. 3e cycle, Service de Paléontologie, Université de Madagascar, Antananarivo.

WHITE E. I. 1930. — Fossil hunting in Madagascar. *Natural History Magazine*, London, **2** (15): 209-235.

WIMAN C. 1935. — Über Aepyornithes. *Nova Acta Regiae Societatis Scientiarum Upsaliensis*, Uppsala, ser. IV **9** (12): 1-57.

## APPENDIX

COMPARATIVE MATERIAL EXAMINED (see acknowledgements for museum acronyms):

*Vanellus*:

| | |
|---|---|
| *V. albiceps* | FMNH 313288, 313055,<br>USNM 322544, 322561, 490180; |
| *V. armatus* | AMNH 5242,<br>FMNH 368993,<br>UMMZ 156033, 156034, 214351, 219887,<br>USNM 430389, 430782, 431638, 431843, 431838, 431839, 432027,<br>488159, 558485, 558486, 558487, 558488, 558489, 558490; |
| *V. cayanus* | FMNH 291736; |
| *V. chilensis* | FMNH 338388, 338391,<br>UMMZ 157023, 200639, 200640, 201991, 201992, 222205, 227480, 227481; |
| *V. coronatus* | AMNH 1791, 5243,<br>FMNH 368825, 368826, 368827, 368828, 368829, 368830,<br>UMMZ 156039, 156040, 156041, 218209,<br>USNM 431829, 431841, 558491, 558492, 558493, 558494; |
| *V. crassirostris* | UMMZ 214352, 214353,<br>USNM 291429; |
| *V. duvaucelii* | USNM 429213; |
| *V. gregarius* | AMNH 4072; |
| *V. indicus* | AMNH 1554, 4153,<br>UMMZ 218222, 220227, 221710, 221711,<br>USNM 343997; |
| *V. malabaricus* | AMNH 546; |
| *V. melanopterus* | FMNH 368824,<br>UMMZ 220264; |
| *V. miles* | AMNH 1399, 1703,<br>USNM 612663, 612664, 612665, 612666; |
| *V. senegallus* | UMMZ 214354, 214355,<br>USNM 289900, 430408, 430780, 558495, 558496; |
| *V. spinosus* | FMNH 93433, 319935, 338386, 338387, 368831, 338832,<br>UMMZ 156670, 206791, 207007, 207674, 207675,<br>USNM 291427, 291428; |
| *V. tectus* | FMNH 104512, 106390,<br>USNM 320963, 320966, 322161; |
| *V. tricolor* | AMNH 2678, 3686, 5658; |
| *V. vanellus* | FMNH 106822, 338376, 338377, 338378, 338379,<br>UMMZ 119032, 205784, 219125, 219805, 219806, 224826,<br>USNM 431045, 431521, 553648, 556301. |

*Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 4e série, **18**, 1996
Section C, n° 4 : 615-628

# Précisions sur l'âge des gisements à mammifères miocènes de Saint-Vincent-de-Lamonjoie (Lot-et-Garonne) et de Navère (Gers)

par Christian BULOT & Léonard GINSBURG

**Résumé.** — La position relative des gisements de Saint-Vincent-de-Lamonjoie et de Navère, par rapport aux bancs caractéristiques utilisés comme repère, dans le Haut-Armagnac, est similaire. Leur situation stratigraphique étant équivalente, leur âge est le même. Le contenu faunique en rongeurs et en lagomorphes de chaque site confirme cette idée et montre qu'ils appartiennent à la MN3. Des découvertes récentes et des précisions apportées sur les rongeurs permettent d'affiner encore et de parler de MN3 terminale.

**Mots-clés.** — Miocène, France, rongeurs, lagomorphes, stratigraphie.

## Stratigraphical precisions on the age of miocene mammal localities of Saint-Vincent-de-Lamonjoie (Lot-et-Garonne) and of Navère (Gers)

**Abstract.** — The relative position of the Saint-Vincent-de-Lamonjoie and of the Navère sites is similar, in comparison with the typical layers used as a reference in the Haut-Armagnac. Their stratigraphical situation being equivalent, their age is the same. In each site, the fauna content, as far as rodents and lagomorphs are concerned, strengthens this idea and shows that they belong to the MN3. Recent discoveries and precisions brought by the rodents allow to sharpen some more and to talk about final MN3.

**Key-words.** — Miocene, France, rodents, lagomorphs, stratigraphy.

C. BULOT & L. GINSBURG, *Muséum national d'Histoire naturelle, laboratoire de Paléontologie, 8 rue de Buffon, F-75231 Paris cedex 05.*

Dans une note préliminaire (BULOT & GINSBURG 1993), les gisements fossilifères de Saint-Vincent-de-Lamonjoie et de Navère ont été reconnus comme appartenant à la MN3 terminale. À la lumière de nouvelles découvertes et de quelques observations non développées dans la note, il nous a paru intéressant de discuter à nouveau de cette datation à partir de deux lignes directrices : la position stratigraphique de chaque site et les indications fournies par la microfaune.

## SAINT-VINCENT-DE-LAMONJOIE (LOT-ET-GARONNE)

Le gisement de Saint-Vincent-de-Lamonjoie ($x$ : 454; $y$ : 1995) a été exploité par HÜRZELER en 1947. Il a été signalé par ROMAN & VIRET (1934), RICHARD (1948) et CADÉOT (1953). HRUBESCH (1957) en a étudié les *Melissiodon* et TOBIEN (1975) les *Prolagus*.

CADÉOT (*op. cit.*) signale les sables fossilifères au lieu-dit La Cassore à Saint-Vincent. Nous les avons retrouvés à cet endroit en 1986 puis au-dessus de la ferme de Tirouat près d'une ancienne carrière et enfin dans les champs de la propriété de Passère, là où fouillait HÜRZELER. Leur extension est grande : ils se prolongent au moins jusqu'au lieu-dit Marin situé quelques kilomètres plus à l'est; le gisement de Marin a été signalé par RICHARD 1948.

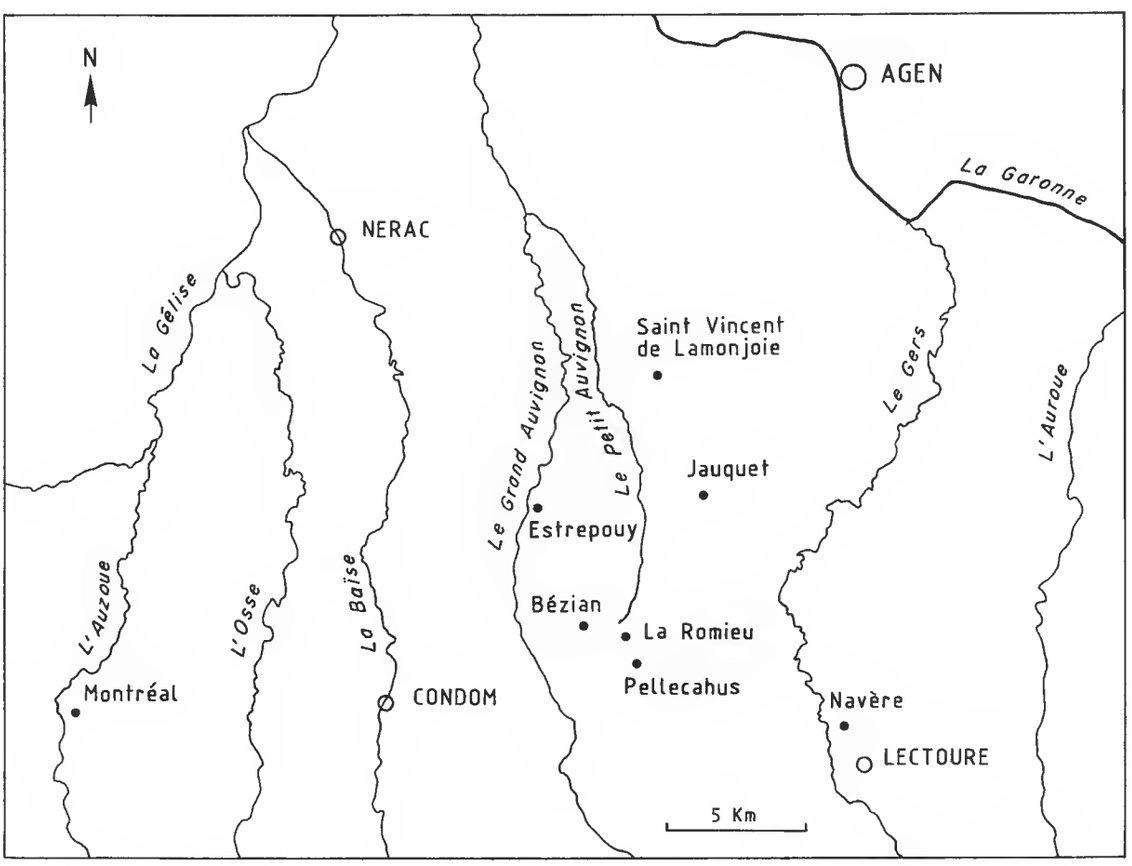



FIG. 1. — Localisation des gisements fossilifères cités dans le texte.

STRATIGRAPHIE (Fig. 2)

À Saint-Vincent-de-Lamonjoie ou dans le voisinage immédiat on peut observer :

– lambeaux de calcaires de Herret vers 145-150 m ;

– calcaires à faciès cendré parfois présent vers 160-165 m ;

– calcaire inférieur de Lectoure dont la base se situe vers 178-182 m suivant les endroits. Il culmine à 196 m.

Les sables fossilifères de Saint-Vincent, grossiers, caillouteux même parfois, de teinte grisâtre, ont une puissance moyenne de 3 m et reposent sur des marnes argileuses. Au-dessus, on trouve des sables rougeâtres fins d'épaisseur variable mais peu importante, puis des marnes sableuses grisâtres (1 m) surmontées de marnes calcaires (1 m) venant au contact de la base du calcaire inférieur de Lectoure.

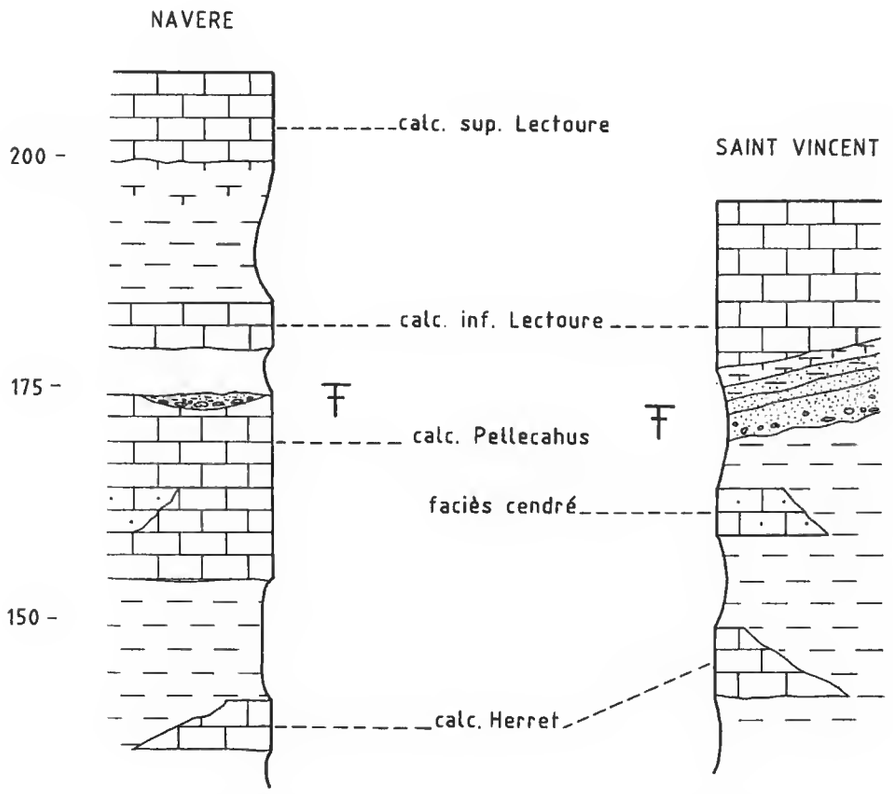



FIG. 2. — Coupes synthétiques schématiques des régions de Navère et de Saint-Vincent-de-Lamonjoie.

Le faciès cendré qui constitue parfois des bancs continus dans le Haut-Armagnac est un repère précieux. Ce calcaire grisâtre, coquillier, faciès particulier du calcaire de Pellecahus, permet de préciser le nom d'autres bancs repères de la stratigraphie locale, d'aspect moins tranché, et ce grâce à la position relative qu'ils occupent par rapport au faciès cendré.

Les sables de Saint-Vincent-de-Lamonjoie se situent une dizaine de mètres en moyenne au-dessus du point le plus haut atteint par le calcaire cendré dans les environs immédiats. Leur position stratigraphique est donc plus élevée que les gisements situés sous le calcaire cendré

comme Jauquet et Saint-Mézard. Ces gisements, de par la faune qu'ils contiennent, ont été placés dans la MN3 moyenne, biozone de Marsolan (BULOT 1989).

MICROFAUNE DE SAINT-VINCENT-DE-LAMONJOIE

*Palaeosciurus* sp.
*Heteroxerus vireti* Black, 1965
*Freudenthalia daamsi* Cuenca Bescos, 1988
*Pseudodryomys simplicidens* de Bruijn, 1966
*Pseudodryomys robustus* de Bruijn, 1967
*Myodyromys biradiculus* Mayr, 1979
*Prodryomys brailloni* (Thaler, 1966)
Myomiminae indet.
*Glirudinus modestus* (Dehm, 1950)
*Branssatoglis cadeoti* Bulot, 1978
*Ligerimys antiquus* Fahlbusch, 1970
*Ligerimys lophidens* (Dehm, 1950)
*Ligerimys freudenthali* Alvarez Sierra, 1987
*Ligerimys florancei* Stehlin & Schaub, 1951
*Melissiodon dominans* Dehm, 1950
*Prolagus vasconiensis* Viret, 1930
*Prolagus* sp.
*Prolagus schnaitheimensis* Tobien, 1975

Dans cette liste plusieurs espèces méritent qu'on leur prête attention car elles permettent de dater le gisement.

### ***Freudenthalia daamsi*** Cuenca Bescos, 1988

1 M2 : (1,52 × 1,52).

Cette dent, tant par la taille que par l'aspect, est analogue aux molaires supérieures trouvées à Ramblar I et décrites par CUENCA BESCOS (1988).

Cette espèce est commune dans le gisement d'Estrepouy et se retrouve, mais plus rarement, dans la plupart des sites gersois d'âge MN3. En 1989, nous l'avions déterminée comme *Heteroxerus wintershofensis* (Dehm, 1950), mais les dents de l'espèce de Wintershof-West paraissent de plus grande taille que les spécimens gersois qui s'accordent mieux avec *Freudenthalia daamsi*.

### ***Heteroxerus vireti*** Black, 1965

1 P4 : (1,52 × 1,83).
2 M1-2 : (1,63 × 2,03); (1,65 × 2,01).
1 M3 : (1,60 × 1,80).
1 p4 : (1,78 × 1,45).

3 m1-2 : (1,70 × 1,71); (1,83 × 1,75); (1,73 × 1,80).
2 m3 : (1,90 × 1,73); (1,96 × 1,68).

Ce taxon a été défini par BLACK, en 1965, à partir de dents trouvées à Estrepouy. En 1988, CUENCA BESCOS met cette espèce en synonymie avec *Heteroxerus rubricati*. En 1989, nous faisons connaître notre désaccord à ce sujet. Enfin, en 1992, ALDANA CARRASCO montre que *H. vireti* et *H. rubricati* sont bien deux espèces distinctes.

Pour justifier sa synonymie, CUENCA BESCOS invoquait, entre autres, la similitude de taille existant entre les dents homologues des deux espèces. Or, les spécimens trouvés à Saint-Vincent-de-Lamonjoie sont plus grands que les dents d'*H. rubricati* des gisements du début de la MN4 comme Pellecahus ou même, sans doute un peu plus ancien encore, de l'Aérotrain dans le Loiret, comme le montre le tableau suivant.

TABLEAU DES MESURES

| | Longueurs (min. – max.) | | | Largeurs (min. – max.) | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| P4 | 1,07-1,15 | 1,39 | 1,52 | 1,47 | 1,65 | 1,83 |
| M1-2 | 1,34-1,47 | 1,44-1,47 | 1,62-1,65 | 1,5-1,78 | 1,65-1,77 | 2,01-2,03 |
| M3 | 1,38-1,49 | 1,45 | 1,60 | 1,34-1,60 | 1,52 | 1,80 |
| p4 | 1,16 | 1,39 | 1,78 | 1,08 | 1,29 | 1,45 |
| m1-2 | 1,47-1,55 | – | 1,70-1,83 | 1,50-1,57 | – | 1,7-1,80 |
| m3 | 1,59-1,75 | 1,70-1,71 | 1,90-1,96 | 1,46-1,57 | 1,49-1,57 | 1,68-1,73 |
| | Pellecahus (*H. rubricati*) | Aérotrain (*H. rubricati*) | St-Vincent (*H. vireti*) | Pellecahus (*H. rubricati*) | Aérotrain (*H. rubricati*) | St-Vincent (*H. vireti*) |

Sur les m1-2 de Saint-Vincent, le cingulum antérieur est absent ou très fortement réduit et l'entolophide, tout juste esquissé parfois, n'est jamais aussi bien formé que l'entolophide des m1-2 de *H. rubricati* des gisements de l'Aérotrain et de Pellecahus. Ces caractères sont ceux évoqués par ALDANA CARRASCO pour distinguer *H. vireti* de *H. rubricati*.

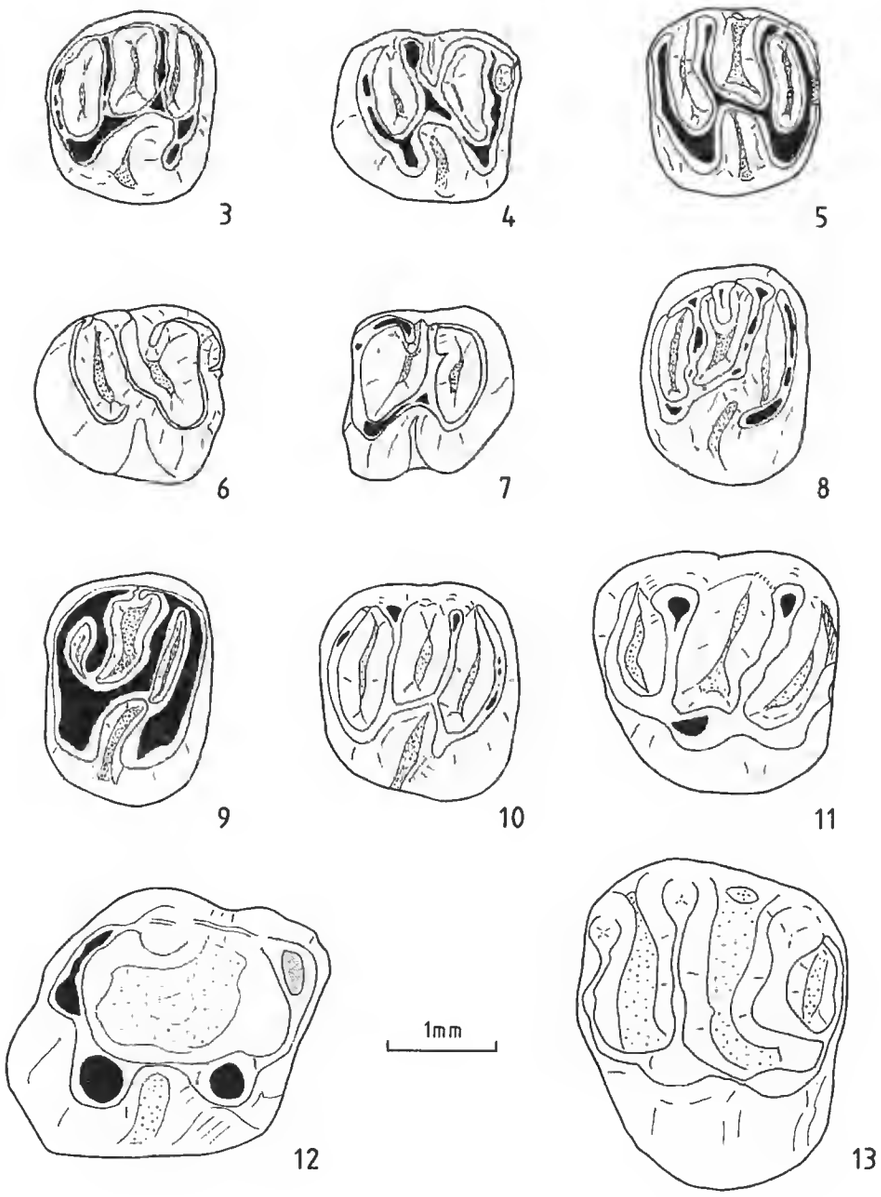
En comparaison directe, les molaires d'*H. vireti* n'ont en définitive pas le même aspect que celles d'*H. rubricati* :

– leur contour est différent en particulier pour M1-2 où l'antéroconule semble moins développé;
– les cônes sont plus massifs;
– le plan d'organisation de la surface occlusale paraît plus simple, « moins achevé ».

L'espèce à Saint-Vincent-de-Lamonjoie est bien *H. vireti*, espèce particulièrement intéressante car ne dépassant pas les limites de la MN3.

### *Ligerimys lophidens* (Dehm, 1950)

2 P4 : (1,29 × 1,24); (1,19 × 1,26).
3 M2 : (1,08 × 1,37); (1,04 × 1,42); (1,03 × 1,40).
1 M3 : (1,14 × 1,01).




FIGS 3-13. — Rongeurs de Saint-Vincent-de-Lamonjoie. *Ligerimys antiquus* : **3**, M2d (308) ; **4**, m2d (307) ; **5**, M2g (125). *Ligerimys freudenthali* : **6**, m2d (226) ; **7**, m2g (403). *Ligerimys lophidens* : **8**, M2d (224) ; **9**, M2d (315). *Ligerimys florancei* : **10**, M1d (405). *Freudenthalia daamsi* : **11**, M1-2g (517). *Heteroxerus vireti* : **12**, m1-2d (101) ; **13**, M1g (301).

1 p4 : (1,3 × 1,1).
1 m2 usée : (1,16 act. × 1,21).

Ces dimensions correspondent à celles de l'espèce. De plus, ces dents à crêtes épaisses et reliefs robustes ont les mêmes caractéristiques que celles analysées et figurées par FAHLBUSCH en 1970.

### *Ligerimys freudenthali* Alvarez Sierra, 1987

1 p4 : (1,11 × 0,88).
5 m1-2 : (1,09 × 1,01); (1,21 × 1,08); (1,03 × 1,08); (1,14 × 1,02); (1,11 × 0,93).

Ces dents possèdent des caractères morphologiques propres à l'espèce : sur la p4, de forme quadrangulaire, la partie antérieure est réduite. Existent en outre : un début de connexion longitudinale entre l'antérolophide et le métalophide, une légère constriction du postérolophide à hauteur de l'hypoconide et une réduction du mésolophide.

Sur les m1-2, le mésolophide est toujours réduit très fortement. L'absence de connexion entre l'hypolophide et le postérolophide n'existe que sur un spécimen, tandis qu'un autre montre une constriction du postérolophide.

### *Ligerimys antiquus* Fahlbusch, 1970

1 M1 : (1,08 × 1,16).
4 M2 : (1,08 × 1,18); (1,01 × 1,16); (1,07 × 1,16); (0;98 × 1,03).
3 M3 : (0,77 × 0,90); (0,80 × 0,90); (0,80 × 0,92).
3 p4 : (1,14 × 1,01); (1,08 × 0,98); (1,16 × 0,90).
1 m1 : (1,06 × 1,03).
1 m2 : (1,14 × 1,08).
2 m3 : (0,80 × 0,75); (0,93 × 0,83).

Les dimensions de ces dents sont celles de l'espèce *L. antiquus*.

Sur les M1-2 : deux d'entre elles ont un mésolophe réduit à un petit tubercule et deux autres ont le mésosinus fermé. Le sinus est recourbé vers l'avant de manière sensible sur trois dents.

Sur les p4, la réunion du mésolophide et de l'hypolophide n'est pas un simple contact médian, mais s'effectue plus près du bord lingual et les deux crêtes, unies sur un parcours assez long, forment un relief robuste au milieu de la dent.

Sur les m1-2 : la m1 ne possède pas d'antérolophide. Pour la m2, l'antérolophide correspond au modèle d (FAHLBUSCH 1970, pl. 27). Le contact mésolophide-hypolophide est robuste et, sur la m2, le sinuside est rétroverse.

### *Melissiodon dominans* Dehm, 1950

Les dents trouvées à Saint-Vincent-de-Lamonjoie, de par leurs dimensions et leur morphologie, sont semblables à celles de Wintershof-West, gisement type de l'espèce *M. dominans*, fait

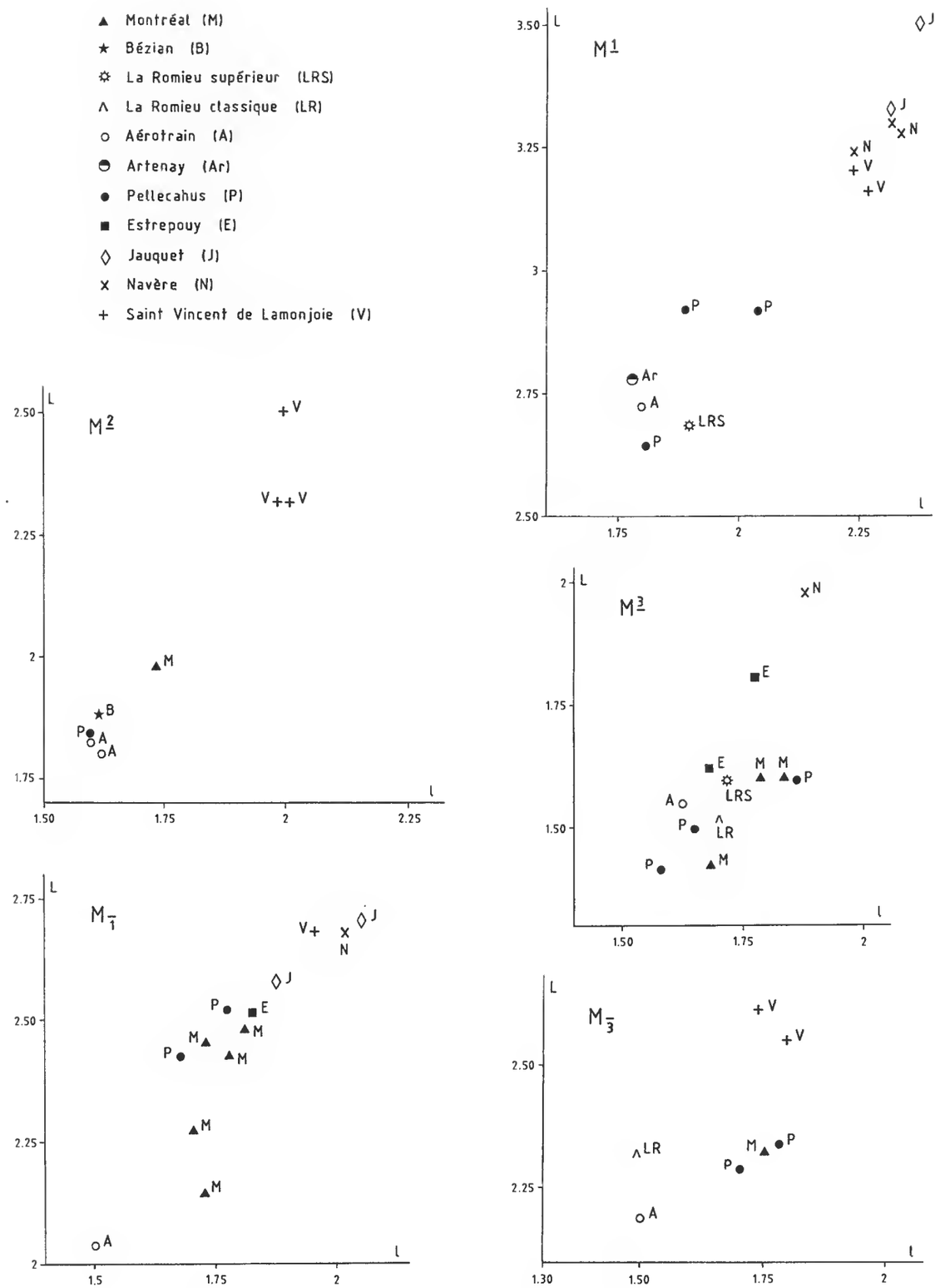



FIG. 14. — Diagrammes de dispersion des molaires du genre *Melissiodon* dans les gisements du Haut-Armagnac et de l'Orléanais. (L/l exprimé en mm.)

déjà signalé par HRUBESCH en 1957. Le genre *Melissiodon* ne disparaît pas à la fin de la MN3. Mais dès le début de la MN4, les dents de *Melissiodon* ont une taille plus faible que leurs homologues de la MN3 appartenant à l'espèce *M. dominans*. Le dessin de la surface occlusale semble lui aussi se simplifier, mais ce caractère est difficile à apprécier dans ce genre où la disposition des crêtes est complexe et soumise à de nombreuses variations individuelles. Malgré tout, la diminution de la taille des dents est bien réelle pour ce genre dès le début de la MN4, comme le montrent les graphiques (Fig. 14) : tous les gisements gersois de Pellecahus à La Romieu niveau supérieur ont livré des dents de taille inférieure à celles des dents des gisements de la MN3b du même territoire. Les dents provenant d'Artenay et de l'Aérotrain, gisements situés dans le bassin de la Loire datés du début de la MN4, sont elles aussi plus petites. Les dents les plus grandes du *Melissiodon* de la MN4 atteignent seulement les dimensions minimales des dents de *M. dominans* de Wintershof-West. Ce phénomène ne se limite peut-être pas seulement aux gisements des régions citées, car MEIN et FREUDENTHAL, en 1981, ont décrit une m1 de *Melissiodon* provenant du gisement de Vieux-Collonges plus petite et à morphologie plus simple que les m1 de *M. dominans*. Les *Melissiodon* de la MN4, appartiennent peut-être à une nouvelle espèce qu'il conviendrait de déterminer. Mais d'ores et déjà, la taille des dents des *Melissiodon*, à l'Orléanien, pourrait servir d'indicateur chronologique.

Les six espèces citées précédemment permettent de situer le gisement de Saint-Vincent-de-Lamonjoie dans la MN3.

*Freudenthalia daamsi*

Son gisement-type est Ramblar 1, site espagnol d'âge Ramblien inférieur, MN2b. Cette espèce n'a jamais été signalée plus haut en Espagne. Par contre, dans le Haut-Armagnac, on la retrouve dans presque tous les gisements de la MN3, mais sa présence se fait de plus en plus discrète quand on s'élève dans la série.

*Heteroxerus vireti*

Cette espèce ne dépasse pas les limites de la MN3. Dès le début de la MN4, les dents de *H. rubicati*, de plus petite taille que celles de *H. vireti* de la MN3 terminale, sont présentes dans les gisements.

*Melissiodon dominans*

Présent tout au long de la MN3, ce rongeur est, semble-t-il, remplacé dès le début de la MN4 par une espèce possédant des dents de plus petite taille.

*Ligerimys freudenthali*

Cette espèce n'a été signalée qu'en Espagne à Moratilla 1. DAAMS *et al.* (1987) placent ce gisement à la fin de la MN3.

*Ligerimys antiquus* et *Ligerimys lophidens* sont deux espèces qui ne dépassent pas les limites de la MN3.

Tous ces résultats permettent d'attribuer à Saint-Vincent-de-Lamonjoie un âge MN3 terminal.

Reste le cas de *Ligerimys florancei* dont l'abondance est bien connue dans les gisements de la MN4, même ancienne, mais qui n'a jamais été signalée dans un site de la MN3. Deux M1 (1,21 × 1,39) et (1,24 × 1,34) ont été trouvées à Saint-Vincent. Elles montrent des crêtes

fines et des vallées profondes. Le mésolophe est absent. La surface occlusale est plate. Ces dents, plus grandes que celles de *L. antiquus*, possèdent les caractères et les dimensions de celles de *L. florancei*. La coexistence des deux espèces, *L. antiquus* et *L. florancei*, est un fait nouveau. Il est possible qu'une évolution « sur place » de *L. antiquus* ait donné naissance à *L. florancei*. La présence, à Saint-Vincent, de quelques dents dont les dimensions et les caractéristiques ne permettent pas de trancher pour l'une ou l'autre espèce, des intermédiaires en quelques sorte, irait dans le sens de cette hypothèse.

La détermination de *L. florancei* à Saint-Vincent ne remet donc pas en question l'âge MN3 du gisement, mais indique plutôt que nous sommes proches de la MN4.

## NAVÈRE (GERS)

Découvert par E. DUCASSÉ, le gisement de Navère ($x$ : 462,4 ; $y$ : 185,4) a été signalé par F. CROUZEL en 1972 et fouillé en 1973. Depuis, il a fait l'objet de plusieurs publications : BAUDELOT & CROUZEL 1976, BULOT *et al.* 1978 et BULOT & GINSBURG 1993.

### STRATIGRAPHIE

Dans les environs immédiats de Navère on peut observer les bancs de calcaire suivants :

– le calcaire de Herret repérable au moment des labours : nombreux cailloux caractéristiques dans les champs vers l'altitude moyenne de 140 m ;

– le calcaire de Pellecahus forme une falaise dont la base se situe vers 155 m et qui culmine à 175 m. C'est un calcaire blanchâtre avec des taches ocres, grumeleux par endroits, et parfois assez tendre. Le faciès cendré qui est une de ses composantes s'observe 3 km plus au nord à l'altitude de 160-165 m ;

– le calcaire inférieur de Lectoure supporte le hameau de Navère. Sa base, indiquée par une source, est à 180 m ;

– le calcaire supérieur de Lectoure débute par des marnes blanches vers 195 m. Il monte jusqu'à 210 m.

Le gisement situé au lieu-dit Grand Peço est constitué par un ensemble de sédiments marneux plus ou moins graveleux qui ravinent le sommet du calcaire de Pellecahus.

Situé nettement en dessous du calcaire inférieur de Lectoure, il se trouve à une dizaine de mètres au-dessus du banc à faciès cendré. Cette position est comparable à celle des sables de Saint-Vincent-de-Lamonjoie, et fait des marnes de Navère leur équivalent stratigraphique.

### MICROFAUNE DE NAVÈRE

La liste des rongeurs et des lagomorphes de Navère est la suivante :

*Heteroxerus vireti* (Black, 1965)
*Pseudodryomys simplicidens* (de Bruijn, 1966)
*Pseudodryomys robustus* (de Bruijn, 1967)

*Prodryomys brailloni* (Thaler, 1966)
*Miodyromys biradiculus* Mayr, 1979
*Microdyromys* cf. *koenigswaldi* de Bruijn, 1966
*Glirudinus modestus* (Dehm, 1950)
*Ligerimys antiquus* Fahlbusch, 1970
*Melissiodon dominans* Dehm, 1950
*Prolagus vasconiensis* Viret, 1930
*Prolagus schnaitheimensis* Tobien, 1975
*Amphilagus ulmensis* Tobien, 1974

Mis à part *Microdyromys* cf. *koenigswaldi* et *Amphilagus ulmensis*, tous les taxons trouvés à Navère sont présents à Saint-Vincent-de-Lamonjoie. Notons que les trois rongeurs *Melissiodon dominans*, *Heteroxerus vireti* et *Ligerimys antiquus* font partie de l'ensemble des espèces ayant permis de conclure pour Saint-Vincent-de-Lamonjoie à un âge MN3.

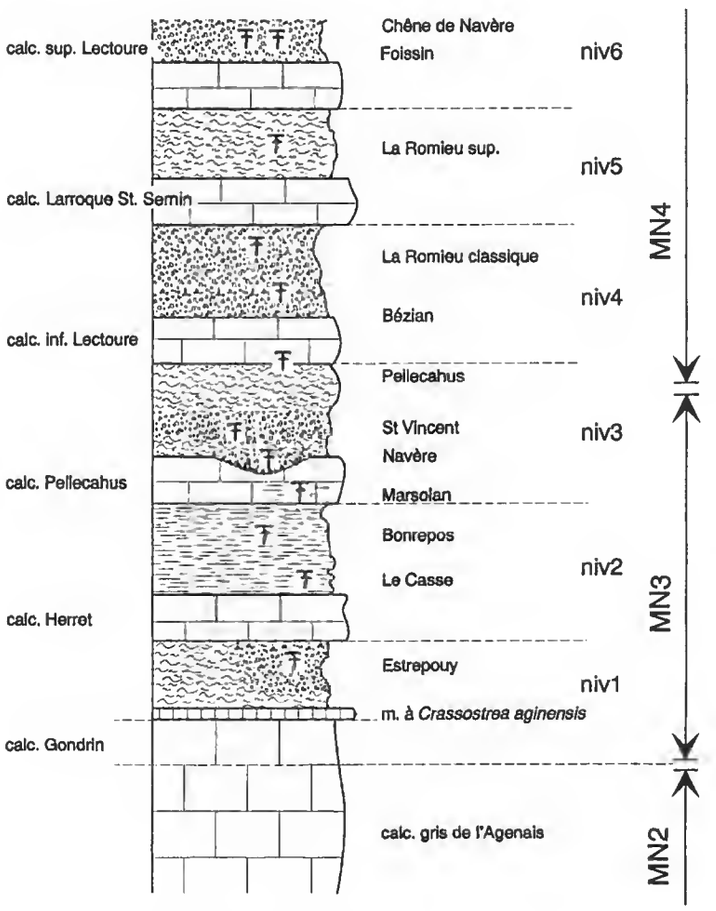



FIG. 15. — Coupe synthétique de la partie inférieure des molasses de l'Armagnac, avec indication des niveaux stratigraphiques (niv. 1 à 6) de la nomenclature de CROUZEL (1957) et des biozones (MN2 à MN4) de la biochronologie de MEIN (1975).

### *Melissiodon dominans* Dehm, 1950

*Melissiodon dominans* est ici de la taille des spécimens de Saint-Vincent et non de celle des spécimens de la MN4 ainsi que le montrent les graphiques (Fig. 14).

### *Heteroxerus vireti* Black, 1965

D4 : (1,52 × 1,55).
M1-2 : (1,63 × 2,14).
p4 : (1,60 × 1,32).
m1-2 : (1,68 × 1,73).

Ces dents ont des dimensions trop fortes pour appartenir à *Heteroxerus rubricati* de la MN4 débutante.

En ce qui concerne leur aspect, elles ressemblent bien à *H. vireti*.

La m1-2 est caractérisée par l'absence de cingulum antérieur et par un entolophide réduit. Pour la M1-2, dont la surface occlusale est usée, l'extrémité antérieure de la paroi linguale est plus arrondie que sur les M1-2 d'*H. rubricati*. Ce caractère se retrouve fréquemment sur les M1-2 d'*H. vireti* d'Estrepouy, gisement type de l'espèce. Chez *H. vireti*, l'antéroconule est plus fondu dans le bras antérieur du protocône et plus proche de ce mont; il forme donc un relief moins accusé à l'angle antérolingual qu'il ne le fait sur les M1-2 d'*H. rubricati*.

### *Ligerimys antiquus* Fahlbusch, 1970

M3 : (0,78 × 0,88).

Quand on consulte les travaux de V. FALHBUSCH (1970) et de M. A. ALVAREZ-SIERRA (1987), on s'aperçoit que les dimensions de cette dent, somme toute assez peu typique, correspondent mieux à celles de *L. antiquus* qu'à celles de *L. florancei*. Cette M3, sur laquelle le protolophe, incomplet, vient juste effleurer le métalophe à sa terminaison linguale, ressemble à celle figurée par FAHLBUSCH (1970, pl. 5, fig. 46), et que l'auteur attribue à *L. antiquus*.

## CONCLUSIONS

Tant par la similitude de leur position stratigraphique que par les affinités existant entre leur microfaune, les gisements de Saint-Vincent-de-Lamonjoie et de Navère sont du même âge. Les rongeurs comme *Ligerimys antiquus*, *Ligerimys lophidens*, *Melissiodon dominans* et *Fahlbuschia daamsi* sont des espèces caractéristiques de la MN3. La présence, à Saint-Vincent, de *Ligerimys freudenthali* semble indiquer que nous nous trouvons dans la MN3 terminale, une donnée qu'il faut interpréter avec prudence car la répartition de cette espèce est encore mal connue. Cette datation semble pourtant bien se confirmer quand on sait que le rongeur *Eucri-*

*cetodon infralactorensis*, bien présent encore à la MN3 moyenne, dans le site de Jauquet par exemple, n'a jamais été trouvé ni à Saint-Vincent ni à Navère.

Dès le début de la MN4, dont le gisement d'Artenay est l'exemple type, apparaît le genre *Democricetodon* et peut-être même le genre *Megacricetodon*. Ces rongeurs sont très abondants à Pellecahus qui est le site le plus ancien de la MN4 du Haut-Armagnac. Qu'il s'agisse de Navère ou de Saint-Vincent aucun spécimen de *Democricetodon* ou de *Megacricetodon* n'a jamais été trouvé. Sachant que le gisement de Saint-Vincent-de-Lamonjoie a livré plusieurs centaines de dents de micromammifères, l'absence de ces genres dans le site est hautement probable. Tout ce qui précède permet donc de placer Saint-Vincent-de-Lamonjoie et Navère dans la MN3 terminale.

Stratigraphiquement, les gisements de Navère, Saint-Vincent-de-Lamonjoie et Pellecahus se trouvent dans l'ensemble de marnes et sables encadré par le calcaire de Pellecahus en dessous et le calcaire inférieur de Lectoure au-dessus. Ces marnes et sables ont 10 à 15 m d'épaisseur. Le gisement de Navère se trouve à la base, dans des marnes et graviers calcaires qui ravinent le calcaire de Pellecahus. Les sables fossilifères de Saint-Vincent-de-Lamonjoie, qui reposent sur des marnes argileuses et semblent plus près de la base du calcaire inférieur de Lectoure, pourraient être légèrement plus haut dans la série. Par contre, le gisement de Pellecahus est très nettement plus récent, puisque situé dans une couche de marnes beiges à roses sur laquelle repose directement le calcaire inférieur de Lectoure. Parfois même, des fossiles sont pris dans les premiers centimètres de ce calcaire inférieur de Lectoure. Or, le gisement de Pellecahus qui contient *Democricetodon*, *Megacricetodon*, *Fahlbuschia*, *Bunolistriodon* et *Dorcatherium* est de la MN4. Il est même un peu plus récent qu'Artenay où les migrants *Bunolistriodon* et *Dorcatherium* sont absents.

La limite entre la MN3 et la MN4 passe donc au milieu de la petite série marno-sableuse qui surmonte le calcaire de Pellecahus et est recouvert par le calcaire inférieur de Lectoure.

*Manuscrit soumis pour publication le 22 septembre 1995 ; accepté le 20 décembre 1995.*

## RÉFÉRENCES

ALDANA CARRASCO E. J. 1992. — Los Sciurinae (Rodentia, Mammalia) del Miocenico de la Cuenca del Vallés-Penedés (Cataluna, Espana). *Treballs de Museo Geologica de Barcelona* **2**: 69-97.

ALVAREZ SIERRA M. A. 1987. — Estudio sistématico y bioestratigrafico de los Eomyidae (Rodentia) del Oligoceno superior y Mioceno inferior espanol. *Scripta Geologica* **86**: 1-207.

BAUDELOT S. & CROUZEL F. 1976. — Insectivores et rongeurs lagomorphes à Navère, Burdigalien inférieur du Gers. *Bulletin de la Société d'Histoire Naturelle de Toulouse* **112** (1-2) : 47-52.

BLACK C. C. 1965. — New species of *Heteroxerus* (Rodentia, Sciuridae) in the French Tertiary. *Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft in Basel* **76** (1): 185-196.

BULOT C. 1989. — Biostratigraphie des formations continentales de l'Orléanien du Haut-Armagnac (France). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, série 4, C **11** (3) : 133-139.

BULOT C. & GINSBURG L. 1993. — Gisements à Mammifères miocènes du Haut-Armagnac et âge des plus anciens Proboscidiens d'Europe occidentale. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences, Paris*, II **316** : 1011-1016.

BULOT C., CROUZEL F. & DUCASSÉ E. 1978. — Le gisement paléontologique de Navère à Lectoure (Burdigalien du Gers). *Bulletin de la Société archéologique, historique, littéraire et scientifique du Gers* : 13-39.

CADÉOT Ch. 1953. — Stratigraphie du Haut-Armagnac. *Bulletin de la Société archéologique, historique, littéraire et scientifique du Gers* : 168-190.

CROUZEL F. 1957. — Le Miocène continental du Bassin d'Aquitaine. *Bulletin du Service de la carte Géologique de France* **258** (LIV) : 1-264.

— 1972. — Gisements miocènes inédits du Gers et de la Haute-Garonne. *Bulletin de la Société d'Histoire naturelle de Toulouse* **108** (3-4) : 397-404.

CUENCA BESCOS G. 1988. — Revision de los Sciuridae del Aragoniense y del Rambliense en la fosa de Calatayud-Montalban. *Scripta geologica* **87**: 1-116.

DAAMS R., FREUDENTHAL M. & ALVAREZ SIERRA M. 1987. — Ramblian; a new stage for continental deposits of early Miocene age. *Geologie en Mijnbouw* **65** : 297-308.

FAHLBUSCH V. 1970. — Populationsverschiebungen bei tertiären Nagetieren, eine Studie an oligozänen and miozänen Eomyidae Europas. *Abhandlungen der Bayer. Akademie der Wissenschfaten, math. naturw. Kl.*, N.F. **145**: 1-136.

HRUBESCH K. 1957. — Zahnstudien an tertiären Rodentia als Beitrag zu deren Stammesgeschichte Uber die Evolution der Melissiodontidae, eine Revision der Gattung *Melissiodon*. *Abhandlungen der Bayerischen Akademie der Wissenschfaten*, N.F. **83**: 1-101.

MEIN P. 1975. — Résultats du groupe de travail des Vertébrés. *In Report on Activity of the RCMNS Working Group (1971-1975)*. Regional Committee on Mediterranean Neogene Stratigraphy, Bratislava : 78-81.

MEIN P. 1990. — Updating of MN zones *in* European Neogene Mammal Chronology. *Nato Asi*, A **180** : 73-90.

MEIN P. & FREUDENTHAL M. 1981. — Les Cricetidae (Mammalia, Rodentia) du Néogène moyen de Vieux-Collonges – partie 2 : Cricetodontinae *incertae sedis*, Melissiodontinae, Platacanthomyinae et Anomalomyinae. *Scripta geologica* **60**: 1-11.

RICHARD M. 1948. — Contribution à l'étude du Bassin d'Aquitaine. Les gisements de Mammifères tertiaires. *Mémoires de la Société géologique de France*, N.S. 24, **52**, 380 p.

ROMAN F. & VIRET J. 1934. — La faune de mammifères du Burdigalien de La Romieu (Gers). *Mémoires de la Société géologique de France*, N.S., 9 **21** (2-3) : 1-67.

TOBIEN H. 1975. — Zur Gebisstruktur, Systematik und Evolution der Genera *Piezodus*, *Prolagus* und *Ptychoprolagus* (Lagomorpha, Mammalia) aus einnigen Vorkommen im jüngeren Tertiär-Mittel und West Europas. *Notizblatt des hessischen Landesamtes fuer Bodenforschung zu Wiesbaden* **103**: 103-186.

*Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 4e série, **18**, 1996
Section C, n° 4 : 629-662

# Early Eocene Rodentia of Kyrgyzstan

by Alexander AVERIANOV

**Abstract.** — Remains of the ctenodactyloid rodents *Petrokozlovia* cf. *P. notos* Shevyreva, 1972, *Saykanomys* cf. *S. bohlini* (Dawson, 1964) comb. nov., *Advenimus* cf. *A. burkei* Dawson, 1964, and *Khodzhentia vinogradovi* n.g. et n.sp (all Chapattimyidae), *Alaymys ctenodactylus* Averianov, 1993 and ?*Adolomys* sp. (Tamquammyidae) and Ctenodactyloidea indet. are described from the latest Early Eocene (late Ypresian, Cuisian) locality Andarak 2 in Kyrgyzstan. A review of other Eocene ctenodactyloid rodents is given. They consist of three families : Alagomyidae, Chapattimyidae (= Yuomyidae, = Advenimurinae) and Tamquammyidae (= Cocomyidae, = Orogomyidae). Probably the Ctenodactylidae originated in the Eocene. Ctenodactylidae and Baluchimyinae are monophyletic taxa, whereas Chapattimyidae is a clearly paraphyletic taxon. A paraphyletic status for the Tamquammyidae is also probable. The simultaneous evolution of diverse and differently adapted lineages of Glires in the humid environments of the coastal plains of South Asia (including the territory of Kyrgyzstan), resulted in the origin and further dispersal into more continental areas of such progressive groups as tamquammyid and ctenodactylid rodents, lagomorphs and highly derived mimotonids.

**Key-words.** — Rodentia, Eocene, Kyrgyzstan, cladistic analysis.

### Description de rongeurs de l'Éocène inférieur terminal du Kirghizistan

**Résumé.** — Cet article décrit des échantillons de rongeurs de l'Éocène inférieur terminal (Yprésien tardif, Cuisien) de la localité Andarak 2 du Kirghizistan ; il s'agit de *Petrokozlovia* cf. *P. notos* Shevyreva, 1972, *Saykanomys* cf. *S. bohlini* (Dawson, 1964) comb. nov., *Advenimus* cf. *A. burkei* Dawson, 1964, *Khodzhentia vinogradovi* n.g. et n.sp. (Chappatimyidae), *Alaymys ctenodactylus* Averianov, 1993 et ?*Adolomys* sp. (Tamquammyidae), ainsi que de Ctenodactyloidea indet. Suit une revue d'autres rongeurs ctenodactyloides éocènes appartenant à trois familles : Alagomyidae, Chapattimyidae (= Yuomyidae, = Advenimurinae) et Tamquammyidae (= Cocomyidae, = Orogomyidae). Les Ctenodactylidae et les Baluchimyinae sont probablement des taxons monophylétiques, tandis que les Chapattimyidae représentent résolument un taxon paraphylétique. La nature paraphylétique des Tamquammyidae est elle aussi probable. L'évolution de diverses lignées de glires aux adaptations différentes, qui s'est produite dans l'environnement humide des plaines côtières d'Asie du Sud (incluant le territoire du Kirghizistan) a eu pour résultat l'origine, et la dispersion ultérieure dans des milieux plus continentaux, de groupes aussi progressifs que les rongeurs tamquammyides et cténodactylides, les lagomorphes et les formes hautement dérivées que sont les mimotonides.

**Mots-clés.** — Rongeurs, Éocène, Kirghizistan, analyse cladistique.

A. AVERIANOV, *Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, Universitetskaya nab.1, 199034 St. Petersburg, Russia.*

## INTRODUCTION

During the past decades great progress has been made in the study of Asian Paleogene mammals. The high number of species known from the mammal assemblages of China, Mongolia, Kazakhstan and Pakistan approximates the rich and diverse Paleogene assemblages from North America (RUSSELL & ZHAI 1987). However, the study of the evolution of different mammal groups and of the mammal fauna as a whole in the Paleogene of Asia is greatly confused due to the scarcity of reliable geochronological data. Most of the mammal-bearing localities in China, Mongolia, and Kazakhstan formed in continental deposits lacking remains of marine microfossils (Foraminifera, calcareous nannoplankton, or Radiolaria), upon which the detailed Paleogene time scale is based (HARLAND *et al.* 1990). The Eocene mammal assemblages from Pakistan and India accumulated in sediments of essentially freshwater or hypersaline basins and also cannot be correlated with the stratotypic Paleogene marine sections of Europe. Thus researchers on Paleogene mammals of Asia must determine the age of mammal assemblages by using the mammals themselves, that is, mostly the level of evolutionary development of the different mammalian taxa (index fossils, or widespread elements in the Paleogene faunas are too rare). Based on these "dates", researches study the evolution of the mammal faunas, which leads to circular conclusions. Using this "method", it is impossible to recognize heterochronies in the evolution of faunas, the time and place of origin for mammalian groups, the geographical and chronological pattern of their dispersal, the real dynamics of faunal turnover and its regional peculiarities, and other important problems. Undoubtedly, the study of faunal evolution should be carried out using age determinations from sources independent of this evolution. One of the rare cases meeting this requirement is the relatively diverse mammal fauna from the Andarak 2 locality in Kyrgyzstan. Quite abundant mammal remains from there were found deposited in marine coastal sediments yielding also numerous remains of other vertebrates; most important of these is the extremely rich fauna of chondrichthyan fishes (about thirty-five species), which can be compared directly with the sharks of Paniselian beds of Belgium (Uppermost Ypresian, Cuisian). The latter is approximately equivalent to the lower part of calcareous nannoplankton zone NP14, about 50 m.y. (AVERIANOV & UDOVICHENKO 1993). Hence the Andarak 2 locality is equivalent in age to the European Paleogene mammal unit MP10 (SCHMIDT-KITTLER 1987). As it now appears, further exploitation of this important locality will promote better dating of the Central Asiatic Paleogene mammal faunas and, finally, a better understanding of the evolution of these faunas and of individual mammalian groups.

The geographical and geological settings of the Andarak 2 locality are given on Fig. 1. More detailed information, as well as a faunal list and a discussion of the geological age of this locality are given elsewhere (RESHETOV *et al.* 1978; RUSSELL & ZHAI 1987; AVERIANOV & UDOVICHENKO 1993; AVERIANOV 1994b).

Among the mammals from the Andarak 2 locality are represented varied tapiroids, one species of the oldest amynodonts, a chalicothere, two taxa of diacodexid artiodactyls, a hyaenodontid and a large mesonychid are represented. But most abundant are remains of diverse Glires: ctenodactyloid rodents (Chapattimyidae and Tamquammyidae), the oldest lagomorphs (at least two taxa), and mimotonids. Only the following species from this fauna have been described:

the tapiroids *Rhodopagus minutissimus* Reshetov, 1979 and *Pataecops microdon* Reshetov, 1979, the tamquammyid rodent *Alaymys ctenodactylus* Averianov, 1993, the palaeoryctoid "insectivore" *Sarcodon udovichenkoi* Averianov, 1994a, the mimotonids *Anatolmylus rozhdestvenskii* Averianov, 1994b and *Aktashmys montealbus* Averianov, 1994b, and the lagomorph *Valerilagus reshetovi* Shevyreva, 1995.

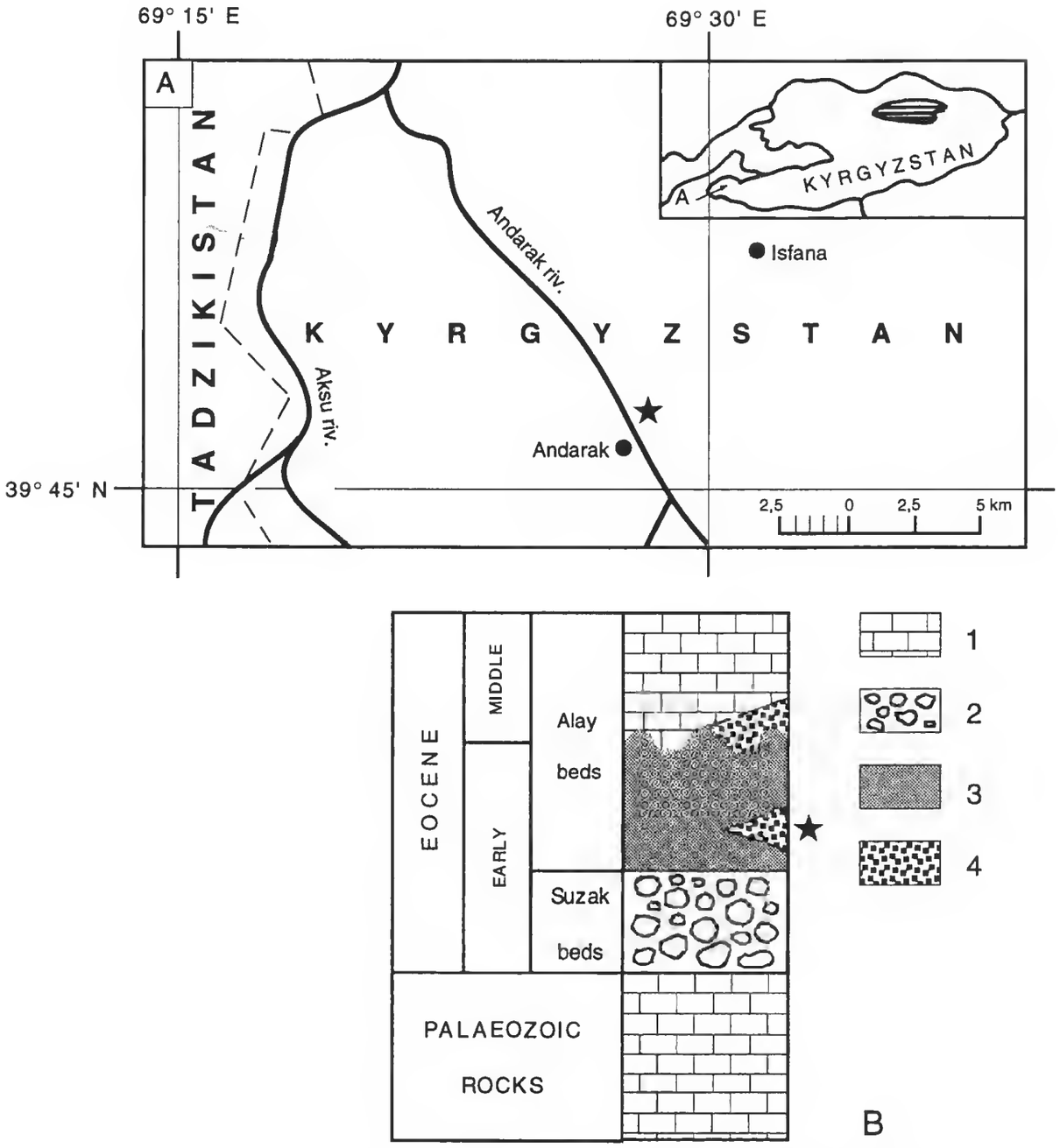



FIG. 1. — Geographical (A) and geological (B) location of the Andarak 2 locality (asterisk). More detailed information, as well as a faunal list and a discussion of the geological age of this locality are given elsewhere (RESHETOV *et al.* 1978; RUSSELL & ZHAI 1987; AVERIANOV & UDOVICHENKO 1993; AVERIANOV 1994b).

ABBREVIATIONS

| | |
|---|---|
| L | length; |
| W | width; |
| ZIN | Zoological Institute, Russian Academy of Sciences, St Petersburg. The prefix "C." refers to the "Systematic" part of the Laboratory of Mammals collection of the Zoological Institute, the prefix "O." to the "Osteological" part of the same collection. |
| ICZN | International Code of Zoological Nomenclature. |

All measurements are in millimeters. Capital and lowercase letters: P/p (premolar) and M/m (molar) refer to upper and lower teeth.

## REVIEW OF THE EOCENE CTENODACTYLOID RODENTS

Knowledge of ctenodactyloid rodents, a peculiar Asiatic group and the subject of this paper, has greatly increased during the past three decades. It is therefore appropriate to give a short review of recent discoveries pertaining to these forms before beginning the systematic descriptions.

The first Eocene rodents of Asia were found by the Central Asiatic Expedition of the American Museum of Natural History in Inner Mongolia, China, in the 1920s but remained unrecognized until the 1960s (DAWSON 1964). Subsequently, Eocene rodents were reported from Inner Mongolia (CHOW & ROZHDESTVENSKY 1960), Henan, China (LI 1963) and the Zaisan Depression, Kazakhstan (SHEVYREVA 1969, 1971b). These first findings were represented by very limited material which led to some uncertainty of systematic assignment. The better known taxon, *Advenimus*, from the Upper Eocene of Inner Mongolia, was tentatively attributed to the North American family Sciuravidae due to similarities in the lower dentition of these forms (DAWSON 1964). However, DAWSON (1964) pointed out a number of important features that *Advenimus* shares with Central Asiatic Oligocene ctenodactylids (*Tataromys* and related genera, the systematic position of which was clarified by BOHLIN (1946)):

1) increase in size of the teeth from p4 to m3;
2) reduction of p4 through diminution of the talonid and especially of the hypoconid;
3) enlarged hypoconulid on the lower molars;
4) a strong ridge below the masseteric fossa.

Another Asiatic Eocene rodent, *Tsinlingomys youngi* Li, 1963 was based on two lower jaws from the early Late Eocene Lushi Formation in Henan, China, and was also referred in the original description to the Sciuravidae (LI 1963). This rodent is characterized by a narrow talonid of p4, without a hypoconid, and molars with the hypoconid curving strongly posteriorly to the hypoconulid. Both *Advenimus* and *Tsinlingomys* were considered as representing "experimenting" lines of sciuravid rodents (DAWSON 1964).

A single lower molar from the Lushih Formation of Henan, China (LI 1963), as well as some isolated teeth from the Middle Eocene Subathu Formation, India (SAHNI & KHARE 1973; SAHNI & SRIVASTAVA 1976, 1977; SAHNI 1989) were attributed to the North American and European family Ischyromyidae (= Paramyidae). Only *Birbalomys woodi* Sahni et Khare, 1973 was represented by a relatively complete, but crushed skull (the holotype). Even more complete rodent material, including cranial fragments, was discovered from the Early and Middle Eocene of Mongolia and Kazakhstan (SHEVYREVA 1972, 1976) and the Late Eocene of China (LI 1975;

WANG 1978; YE 1983), but the new taxa were still attributed to the family Sciuravidae (*Saykanomys* and *Petrokozlovia*) or Ischyromyidae (*Yuomys*).

The first rodent with a doublerooted nonmolariform P4 found in the Paleogene of Asia was *Tamquammys tantillus* Shevyreva, 1971 from the latest Early Eocene Obayla Svita in the Zaisan Depression, Kazakhstan (SHEVYREVA 1971b). Due to the unusual P4 morphology of this form, its isolated P4s were preliminarily attributed to Primates (SHEVYREVA 1969); only after the discovery of maxilla fragments with P4 and molars in place was the ordinal identity of this form recognized. Except for the nonmolariform p4 with a reduced talonid lacking a hypoconulid, the lower cheek teeth of *T. tantillus* do not differ greatly from those of *Advenimus*. Therefore, *Tamquammys* was also referred to the Sciuravidae (SHEVYREVA 1971b, 1976).

The affinities of these Asiatic Eocene "sciuravid" and "paramyid" rodents (*Saykanomys*, *Tsinlingomys*, *Advenimus* and *Yuomys*) with ctenodactylids were clearly demonstrated by WOOD (1977) and DAWSON (1977), but *Tamquammys* was considered as an indeterminate genus by the former author.

Further progress in knowledge concerning the evolution of the ctenodactyloid rodents in Asia was made when HUSSAIN *et al.* (1978) proposed the new family Chapattimyidae to include *Chapattimys* from the Middle Eocene Kuldana Formation of Pakistan, plus *Saykanomys*, and, questionably, *Petrokozlovia*. They noted the similarity of *Petrokozlovia* molars to those of early cylindrodontids (which was noted also by SHEVYREVA 1976), and referred the oldest cylindrodontid, *Ardynomys glambus* Shevyreva, 1972 from the Late Eocene Aksyir Svita to the genus *Petrokozlovia*. The latter species is too insufficiently known (from five cheek teeth) to allow a precise family assignment. *Petrokozlovia* cannot be attributed to the Cylindrodontidae (protrogomorphous rodents) because of its hystricomorphy, but nevertheless it shows a remarkable similarity to the early cylindrodontids in the molar morphology.

HUSSAIN *et al.* (1978) attributed some new species from Pakistan to *Saykanomys*. HARTENBERGER (1982) referred them to the genus *Birbalomys* (with a new subgenus *Basalomys*), and erected the new chapattimyid genus *Gumbatomys*. According to HARTENBERGER (1982), the IndoPakistan species constitute a primitive subfamily (horizontal grade) within the Ctenodactylidae. This broad concept of Ctenodactylidae, similar to the notion of WOOD (1977), was accepted also by RUSSELL & ZHAI (1987).

In the important paper of DAWSON *et al.* (1984) the systematics of Eocene ctenodactyloid rodents was reviewed. They concluded that the morphological variation and lines of divergence seen in the Eocene record were too great to allow inclusion of all of the Eocene forms in the single family Ctenodactylidae and proposed two additional ctenodactyloid families: Cocomyidae and Yuomyidae. The former family includes protrogomorphous to hystricomorphous forms with nonmolariform fourth premolars, lacking metacone and hypoconid (*Cocomys*, *Tamquammys* and *Tsinlingomys*), and the latter family consists of hystricomorphous forms with submolariform fourth premolars (*Yuomys*, *Petrokozlovia*, *Advenimus* and *Saykanomys*). The IndoPakistan Eocene rodents were retained in the family Chapattimyidae and the family Ctenodactylidae was restricted to Oligocene and younger forms. All ctenodactyloid Eocene taxa are represented by dentitions and jaw fragments, but for *Birbalomys woodi*, *Tamquammys wilsoni* Dawson, Li *et* Qi, 1984, and *Cocomys linghaensis* Li, Zheng *et* Ting, 1989, fragmentar or complete skulls are known (DAWSON *et al.* 1984; QI 1987; SAHNI 1989; LI *et al.* 1989).

The diagnosis of the Yuomyidae, given by DAWSON *et al.* (1984: 147), does not differ enough from that of the Chapattimyidae (HUSSAIN *et al.* 1978: 80). The former authors characterized the Yuomyidae from chapattimyids by the structure of the hypolophid on the lower molars. They considered the numerous similarities between these groups as being primitive features. The validity of the Yuomyidae was accepted also by FLYNN *et al.* (1986). However, the synapomorphies listed by these authors for the Chapattimyidae *sensu stricto*, distinguishing them from the Yuomyidae (oval lower premolar, inflated metaconule), seem to be insufficient for family diagnosis. Although the validity of the Yuomyidae is still accepted by some authors (*e.g.* WILSON 1986; DASHZEVEG 1990a, b, but not HARTENBERGER 1985; SHEVYREVA 1989), no one has given additional supporting arguments. According to WANG (1994), these two families may belong to one family, Chapattimyidae, but she prefers to keep them separate temporarily because our knowledge of the Chapattimyidae is not sufficient for discussion of their taxonomy.

Some of the new taxa defined by DAWSON *et al.* (1984) ("*Cocomys*", "Cocomyidae" and "Yuomyidae") were used prematurely in the paper of DE BRUIJN *et al.* (1982) describing a few isolated rodent teeth from the Lower Eocene of Barbara Banda, Pakistan. The names "*Cocomys*" and "Cocomyidae" were not accompanied by formal diagnoses in the latter paper and thus they remained *nomina nuda* until 1984. A formal definition for Asiatic Eocene ctenodactyloid rodents with nonmolariform P4 and p4 was given by SHEVYREVA (1983: 57), who chose *Tamquammys* as the type genus of her new family Tamquammyidae. The family name Cocomyidae Dawson, Li et Qi, 1984 is therefore a junior subjective synonym of the family name Tamquammyidae Shevyreva, 1983, because *Tamquammys* was originally included in the Cocomyidae. The establishment of the family name Tamquammyidae by SHEVYREVA (1983) was not in complete accordance with the recommendations of the ICZN (Appendix A, Part 2), because the intention of DAWSON and her coauthors to establish a family rank taxon for ctenodactyloid rodents with nonmolariform fourth premolars was clearly manifested in the paper of DE BRUIJN *et al.* (1982). In spite of this, the name Tamquammyidae must be used instead of Cocomyidae, according to the Principle of Priority, until the validity of a family group including *Cocomys* but not *Tamquammys* is proved. The name Tamquammyidae as it was published by SHEVYREVA (1983) is available according to the ICZN (Chapters 10 and 11, f) and cannot be considered as a *nomen nudum* as was done by RUSSELL & ZHAI (1987: 88). The monotypic family Cocomyidae was accepted only by FLYNN *et al.* (1986) who referred *Tsinlingomys* and *Tamquammys* to the Ctenodactylidae because they have a p4 with reduced talonids and because *Tamquammys* is known to be hystricomorphous. Although the talonid of p4 of *Cocomys* is slightly larger than that of *Tamquammys* or *Tsinlingomys*, its hypoconid is quite reduced (LI *et al.* 1989, fig. 5) and represents a stage toward the condition in the latter genera. The difference in the size of the infraorbital opening between *Cocomys* and *Tamquammys* ("protrogomorphy" of the former and "hystricomorphy" of the latter) seems not very important for their systematics, because both taxa belong to an early stage of rodent evolution where construction of the zygomasseter complex was not well established and could vary.

SHEVYREVA (1983) has pointed out the following diagnostic features of the Tamquammyidae: talonid of p4 lacks a hypoconulid and is completely separated from the trigonid by a transverse valley, a metaloph does not develop, and the occlusal surface has a rather cuspate pattern. Besides *Tamquammys*, she included the following new genera in the Tamquammyidae: *Adolosomys* n.g.,

*Tsagankhushumys* n.g., *Geitonomys* n.g., *Woodomys* Shevyreva, 1971, and, questionably, *Tsinlingomys*. All the new genera listed by SHEVYREVA (1983) were *nomina nuda* at that time. They were based on undescribed material from the Early Eocene of Mongolia (Tsagan Khushu) and the Zaisan Depression, Kazakhstan (Aksyir).

"*Woodomys chelkaris*" Shevyreva, 1971 (= *Terrarboreus arcanus* Shevyreva, 1971: see WOOD (1977) and SHEVYREVA (1989)) from the Oligocene of Kazakhstan is characterized by unreduced hypoconid on p4 and a molariform P4, so it is definitely not a member of Tamquammyidae. Subsequently this taxon was determined as Ctenodactyloidea *incertae sedis* (DAWSON *et al.* 1984) and formally removed from the Tamquammyidae (SHEVYREVA 1989). Recently, WANG (1994) proposed that the holotype of *Terrarboreus arcanus* has DP3,4 instead of P3,4 and synonymized it with the Oligocene ctenodactylid *Karakoromys decessus* Matthew *et* Granger, 1923. In any case, *Terrarboreus* differs from *Karakoromys* by possessing an incomplete metaloph, more oblique than in *Karakoromys*, and distinct metaconule. This taxon is apparently closer to *Yuomys* (DAWSON *et al.* 1984) and other chapattimyids.

The publication of *Geitonomys* appeared in 1984, when it was assigned to the Chapattimyidae (SHEVYREVA 1984) instead of Tamquammyidae, as was done in the paper of 1983. This monotypic genus was based on *G. bouvites* Shevyreva, 1984, known from a single lower molar (m1-2) from the Lower Eocene Obayla Svita in the Zaissan Depression, Kazakhstan. This tooth is characterized by tall, pointed cusps and a double entoconid. In lacking a crested pattern it resembles molars of primitive tamquammyid rodents from the Early Eocene of Mongolia, but the assignment of *Geitonomys* to the Tamquammyidae needs to be clarified by knowledge of the structure of its P4 and p4 which are still unknown. Together with *Geitonomys* other rodent taxa were described from the Obayla Svita by SHEVYREVA (1984): *Paramys obailensis*, *Abrosomys agasma* (Paramyinae), *Chkhikvadzomys elpisma*, *Bolosomys brachybamon* (Chapattimyidae), *Aksyiromys dalos*, *Ulkenulastomys abrotos* (Myomorpha indet.) and *Blentosomys dasikerkos* (?Phiomyidae). All these taxa except *Chkhikvadzomys elpisma* were based on one or two isolated teeth. Recently, remains of *Aksyiromys dalos* were reported also from the Middle Eocene Shinzhaly locality, eastern Kazakhstan (TJUTKOVA *et al.* 1995). It is quite possible that "*Paramys*" *obailensis* and *Abrosomys agasma* belong to ctenodactyloid rodents, as well as an isolated p4 of "Paramyinae indet." from the Early Eocene of Pakistan (DE BRUIJN 1982, fig. 6) and a few isolated teeth of the supposed reithroparamyine *Asiomys dawsoni* Qi, 1987 from the Middle Eocene Arshanto Formation in Inner Mongolia, China (QI 1987, fig. 6). In having a very narrow and short anterior cingulum, the holotype of *A. dawsoni* (M1) differs from the upper molars of all Ischyromyoidea. But in this feature and in a weak hypocone it resembles basal Eocene Asiatic *Tribosphenomys* and, to a lesser degree, *Alagomys* (see below). It is possible to consider *Asiomys* as a descendant of the early Eocene radiation of Central Asiatic rodents having an incipient, if any, hypocone.

Two lower isolated teeth, m2, the holotype of *Asiaparamys shevyrevae* Nessov, 1987 and m3 of cf. *Asiaparamys* sp. from the terminal Paleocene Dzhylga locality in southern Kazakhstan (NESSOV 1987; NESSOV & AVERJANOV 1988) have a morphology that is too generalized to permit precise judgement of their systematic assignment. The same might be said about *Taishanomys changlensis* Tong *et* Dawson, 1995 and *Acritoparamys? wutui* Tong *et* Dawson, 1995, known from the lower dentitions only from the Early Eocene Wutu Formation in Shandong Province, China (TONG & DAWSON 1995). Because they possess a low ridge-like instead of a more enlarged

bulbous hypoconulid advocates for ischyromyid rather ctenodactyloid nature of the mentioned above taxa. Another lower molar from the Dzhylga locality, the holotype of *Kazygurtia clivosa* Nessov, 1987, and referred originally to Chapattimyidae, could belong to a mixodontian. Possibly ischyromyid rodents in Asia were restricted to forest environments (they are found together with the carpolestid primates in Wutu Formation and with a bradypus-like animal in Dzhylga) and therefore have such poor fossil record on this continent.

SHEVYREVA's ctenodactyloid *nomina nuda* were used again in the description of material from the Tsagan Khushu locality, Lower Eocene of Mongolia (BADAMGARAV & RESHETOV 1985: 34-35, 66-67; RUSSELL & ZHAI 1987: 88). So the intention of SHEVYREVA to establish these taxa was clearly demonstrated, which she ultimately did (SHEVYREVA 1989). In spite of this, more complete and diverse material on ctenodactyloid rodents from the same locality was described by DASHZEVEG (1990a), who established a number of new species and genera of tamquammyids: *Sharomys singularis*, *S. parvus*, *Kharomys mirandus*, *Kh. gracilis*, *Tsagamys subitus*, *Ulanomys mirificus* (Cocomyinae), *Boromys* [= *Euboromys*, see DASHZEVEG & MCKENNA 1991] *grandis* (Advenimurinae). The diagnosis of the Advenimurinae Dashzeveg, 1990 repeats most of the characters in the diagnosis of the Chapattimyidae (HUSSAIN *et al.* 1978) or the Yuomyidae (DAWSON *et al.* 1984) and thus these family level taxa should be considered as synonymous. In any case, Advenimurinae does not fit the diagnosis of the "Cocomyidae" and cannot be placed in this family.

DASHZEVEG (1990a) described two types of the infraorbital foramen and zygoma:

1) infraorbital foramen large, zygomatic root broad, with the anterior wall clearly differentiated, large and inclined, the masseteric crest beginning on the anterobuccal side of P4;

2) infraorbital foramen relatively small, with the anterior wall of the zygomatic arch vertical and the posterior wall strongly reduced, the masseteric crest beginning buccally from P3.

It is not clear, however, how the above mentioned differences in size of the infraorbital opening were found, based upon such fragmentar material. There are no differences in size of the infraorbital foramen visible on the figures presented (DASHZEVEG 1990a, fig. 4B, D). The variation in masseteric crest location mentioned and figured (DASHZEVEG 1990a, fig. 4A, C) could occur even within one species. The features listed by DASHZEVEG in the diagnoses of his new tamquammyid taxa seem to be insufficient or liable to great variation. These taxa, excepting *Euboromys grandis*, also do not differ sufficiently in the measurements of their teeth (DASHZEVEG 1990a, table 1). This variation is nearly the same as in *Alaymys ctenodactylus* (see below), or in *Tamquammys tantillus* (SHEVYREVA 1976) and can be considered as infraspecies. Moreover, the small tamquammyid from Tsagan Khushu described by DASHZEVEG under several names, was described earlier from the same locality by SHEVYREVA as *Tsagankhushumys* (= *Bumbanomys*; the molariform p4 with a large hypoconid on the mandibular fragment attributed to *Bumbanomys edestus* (SHEVYREVA 1989, fig. 4e) is rather a milk premolar). Thus, we accept here only one species of small tamquammyid for the Tsagan Khushu locality – *Tsagankhushumys deriphatus* (= *T. onos*, = *Bumbanomys edestus*, = *Sharomys singularis*, = *S. parvus*, = *Kharomys mirandus*, = *Ulanomys mirificus*).

The systematic position of *Euboromys grandis*, which is known from the holotype only (mandibular fragment with p4 m1, 2 as indicated in the figure caption (DASHZEVEG 1990a, fig. 13) or with dp4 m1, 2 as written in the text (DASHZEVEG 1990a: 32), is uncertain. Possibly, it is a tamquammyid rather than a chapattimyid (= "advenimurid") rodent (if the premolar is really dp4). By the crested pattern of the molars it resembles *Tamquammys*, but differs from the latter

by an incomplete hypolophid. Among other rodents described from Tsagan Khushu by SHEVYREVA (1989), *Adolomys* and *Esesempomys* are well distinct. The former is characterized by an increased talonid basin on the lower molars, especially on m3, and the latter is distinguished by the absence of a hypocone combined with a hypertrophied anterior cingulum on M1-2, if the orientation of the holotype of *E. centralasiae* was correctly determined. Besides tamquammyids and a chapattimyid, SHEVYREVA (1989) described from Tsagan Khushu a unique and extremely small rodent with three lower cheek teeth only, *Ivanantonia efremovi*, which was assigned to a new family, Ivanantoniidae.

Two other new monotypic families of basal rodents from the Early Eocene (Bumban Member of the Naran Bulak Svita) of Mongolia were established in another paper by DASHZEVEG (1990b): Alagomyidae and Orogomyidae. *Alagomys inopinatus* Dashzeveg, 1990 is a very small rodent with a nonmolariform P4 having only one labial cusp, with M1-2 of triangular form without a hypocone, and with a relatively narrow trigonid in relation to the talonid on m1-3. This species is known from two jaw fragments only. Another species of *Alagomys*, *A. oriensis* was described recently from the Early Eocene Wutu Formation, China (TONG & DAWSON 1995) and based on a similar material. *Orogomys obscurus* Dashzeveg, 1990, which is known from one upper molar (M1 or M2, holotype) and a jaw fragment with m1-3, is considerably bigger than *A. inopinatus* and possesses a distinct hypocone on the upper molar; the latter is developed to the same extent as in other early ctenodactyloid rodents (not much less developed, as was indicated by DASHZEVEG 1990b: 40). Describing his new family Orogomyidae, DASHZEVEG (1990b: 40) referred also to the small dimensions of this animal (but the measurements of teeth were not given in this paper), to the presence of a strong parastyle on M1-2, a distinctly triangular shape of the crown of M1-2, and to the more bunodont structure of the molars as characters which distinguished the Orogomyidae from the Ischyromyidae and "Cocomyidae". However, the upper molar of *O. obscurus* is not more triangular or less quadrate than upper molars of early tamquammyids. The early members of the Tamquammyidae possessed the same bunodont structure of the molars as is found in *O. obscurus*. Therefore, there are no real differences between *Orogomys* and other Eocene tamquammyids adequate for the establishment of a distinct family. Thus, the Orogomyidae Dashzeveg, 1990 is considered here as a junior subjective synonym of the Tamquammyidae Shevyreva, 1983.

One more tamquammyid genus, *Alaymys*, was described from the latest Lower Eocene (Ypresian) of the Andarak 2 locality in Kyrgyzstan (AVERIANOV 1993). Its type species, *A. ctenodactylus* Averianov, 1993 was based on several jaw fragments and isolated teeth and characterized by a forward shifted jugal process and a strongly reduced hypoconid on p4. This genus is the most derived of the small tamquammyids. The description of other ctenodactyloid rodents from Andarak 2, as well as new material of *A. ctenodactylus*, is the principal aim of this paper.

A new chapattymiid (= "yuomyid") rodent, *Hohomys lii*, was described recently from the late Early Eocene Yuhuangding Formation, Hubei Province of China (HU 1995). It is based on a fragmented skull with mandibles and characterized by a number of primitive features in the morphology of cheek teeth, shape of the rostrum, and the structure of the incisive foramen. Another new ctenodactyloid, *Bandaomys zhonghuaensis*, tentatively assigned to the Yuomyidae (TONG & DAWSON 1995) is based on the anterior portion of the skull, mandibular fragments and isolated teeth of one specimen coming from the Early Eocene Wutu Formation, Shandong Province of China. These and other recent discoveries show a remarkable diversity of ctenodactyloids in the Early Eocene of Asia.

Among these recent discoveries is a very important new taxon of exceptionally small rodents with molariform P4, triangular P4-M3 of "triboshenic" pattern with a very small hypocone and a shelflike crested labial cingulum and a rudimentary paraconid on m1. This is *Tribosphenomys minutus* from strata of transitional Paleocene-Eocene age in Inner Mongolia, China (MENG *et al.* 1994). This genus was assigned with a question mark to the family Alagomyidae. It combines derived and primitive features relative to *Alagomys*: P4 molariform, a pronounced labial shelf on the upper cheek teeth, a paraconid on m1 (primitive features), a relatively larger metaconule (derived feature) and the presence of a postcingulum with an incipient hypocone (character of uncertain polarity). It may prove reasonable to erect a distinct family for *Tribosphenomys*, when better material of this and other genera becomes available, because it does not fit the diagnosis of Alagomyidae.

Up to now it has been difficult to evaluate the polarity of some important characters in basal rodents. The simplified nonmolariform P4 with one labial cusp only, which is characteristic for tamquammyids, has long been considered as a primitive feature bearing evidence of close relationships between *Cocomys* and the eurymylid *Heomys*, in spite of the fact that resemblance in primitive features cannot testify to relationships. Now it is accepted (LI *et al.* 1989; AVERIANOV 1993) that the nonmolariform P4 of tamquammyids is a derived feature. Concerning the significance of the triangular upper molars of *Tribosphenomys*, lacking a well-developed hypocone, the justifying statement of FLYNN (1994: 97) is important: "It seems equally reasonable that hypocones are primitive and *Tribosphenomys* is derived in lacking a hypocone". In any case, the discovery of *Tribosphenomys* does not clarify the origin of Rodentia or Glires, but rather adds another enigmatic piece to this difficult problem. It does illustrate however, together with the discoveries of *Ivanantonia* and *Alagomys*, the diverse unexplored stratum of the basal radiation of exceptionally small rodents in Asia, which includes primitive and unexpectedly derived features. Much work remains to be done to lift the veil concealing the mysterious origin of Rodentia.

## SYSTEMATIC PALAEONTOLOGY

Class MAMMALIA Linnaeus, 1758
Cohort GLIRES Linnaeus, 1758
Order RODENTIA Bowdich, 1821
RODENTIA *incertae subordinis*
Superfamily CTENODACTYLOIDEA Zittel, 1893
Family CHAPATTIMYIDAE Hussain, de Bruijn et Leinders, 1978

Chapattimyidae: Hussain *et al.*, 1978: 80; SHEVYREVA 1983: 52, 1989: 69; FLYNN *et al.* 1986: 8.

Yuomyidae: de Bruijn *et al.*, 1982, Fig. 9 [*nomen nudum*]; DAWSON *et al.* 1984: 147; FLYNN *et al.* 1986, fig. 4.

DIAGNOSIS. — (Emended from DAWSON *et al.*, 1984: 147) Ctenodactyloid rodents with hystricomorphous skull and sciurognathous mandible. Dental formula 1/1 0/0 2/1 3/3. Cheek teeth cuspate to lophate. P4 and p4 submolariform, with metacone and hypoconid present; on upper molars paraconule present in primitive forms and absent in derived forms, metaconule especially well developed and persistent; posterior arm of metaconid distinct; lophs of lower teeth transversely oriented, where present.

## Subfamily CHAPATTIMYINAE *s. str.*

Advenimurinae: DASHZEVEG 1990a: 30.

DIAGNOSIS. — Primitive chapattymiids with hypocone smaller than protocone on P4, metaconule is separated from hypocone and no mesolophule on the upper molars, p4 without an anteroconid.

INCLUDED GENERA. — *Chapattimys* Hussain, de Bruijn *et* Leinders, 1978 and *Gumbatomys* Hartenberger, 1982 — Middle Eocene of Pakistan;
*Birbalomys* Sahni et Khare, 1973 — Middle Eocene of India and Pakistan;
?*Esesempomys* Shevyreva, 1989 — Early Eocene of Mongolia;
*Chkhikvadzomys* Shevyreva, 1984 and *Bolosomys* Shevyreva, 1984 — Early Eocene of Kazakhstan;
*Bandaomys* Tong *et* Dawson, 1995 and *Hohomys* Hu, 1995 — Early Eocene of China;
*Advenimus* Dawson, 1964 — Early and Middle Eocene of China and Kyrgyzstan;
*Saykanomys* Shevyreva, 1972 — Early and Middle Eocene of Mongolia, Kazakhstan, and Kyrgyzstan;
*Petrokozlovia* Shevyreva, 1972 — Early and Middle Eocene of Mongolia, Kazakhstan, and Kyrgyzstan;
*Yuomys* Li, 1975 — Middle and Late Eocene of China;
*Terrarboreus* Shevyreva, 1971 — Middle Oligocene of Kazakhstan and Mongolia;
*Khodzhentia* n.g. — Early Eocene of Kyrgyzstan.

## Genus **PETROKOZLOVIA** Shevyreva, 1972

*Petrokozlovia*: Shevyreva, 1972: 136, 1976: 31.

### ***Petrokozlovia*** cf. ***P. notos***: Shevyreva, 1972

*Petrokozlovia* cf. *notos*: RESHETOV *et al.* 1978: 152; RUSSELL & ZHAI 1987: 187.
*Petrokozlovia* sp.: AVERIANOV & UDOVICHENKO 1993: 367.

MATERIAL. — ZIN C.81033, fragment of left maxillae with M1, 2 and alveoli for P3, 4 (Fig. 2A); ZIN C.81042, left dP4 (Fig. 2B); ZIN C.81043, right dP4 (Fig. 2C); ZIN C.81041, right P4(?) (Fig. 2D); ZIN C.81044, left M1(?) (Fig. 2E); ZIN C.81055, left M1 (Fig. 2F); ZIN C.81045, right M2(?); ZIN C.81046, right M2(?); ZIN C.81056, left M2 (Fig. 2G); ZIN C.81047, right maxillae fragment with M2 and part of M1; ZIN C.81048, right p4 (Fig. 2H); ZIN C.81049, ZIN C.81050, and ZIN C.81051, left m1 (Fig. 2I); ZIN C.81058, right m1; ZIN C.81052, right m2 in mandibular fragment; ZIN C.81053, left m2 (Fig. 2J); ZIN C.81054 and ZIN C.81059, left m3 (Fig. 2K, L).

DESCRIPTION

On the preserved maxillary fragment (Fig. 2A) the base of the zygomatic process is relatively short. The anterior zygomatic root is near the beginning of P3; its posterior surface is located near the midline of P4. The incisive foramen seems to be long and relatively wide; its posterior end is near the posterior margin of P3.

The dP4 is molariform with a well-developed, long anterior cingulum and with a moderate or strong parastyle. The hypocone is somewhat smaller than the protocone. The metacone and the metaconule are equal in size. The metaloph is separated from the protocone.

The only presumed P4 (ZIN C.81041) is not complete. It is characterized by a rounded labial side and a long anterior cingulum, but lacks a prominent parastyle, long metaloph and an elongate metaconule.

The M1, 2 are subquadrate in shape. The hypocone is nearly equal in size to the protocone. The anterior cingulum is well-developed and long and is longer on M1 than on M2. The protoloph is without a distinct paraconule. The mesostyle is relatively large on M1 and minute on M2. The metaloph is well separated from the lingual cusps by a deep valley. The metacone is smaller than the metaconule. The larger M1 (ZIN C.81055, Fig. 2F) its morphology is nearly identical to the M1 in ZIN C.81033, but more elongate transversely. On the larger M2 (ZIN C.81056, Fig. 2G), the metacone is equal in size to the metaconule and the metaloph is connected to the protocone.

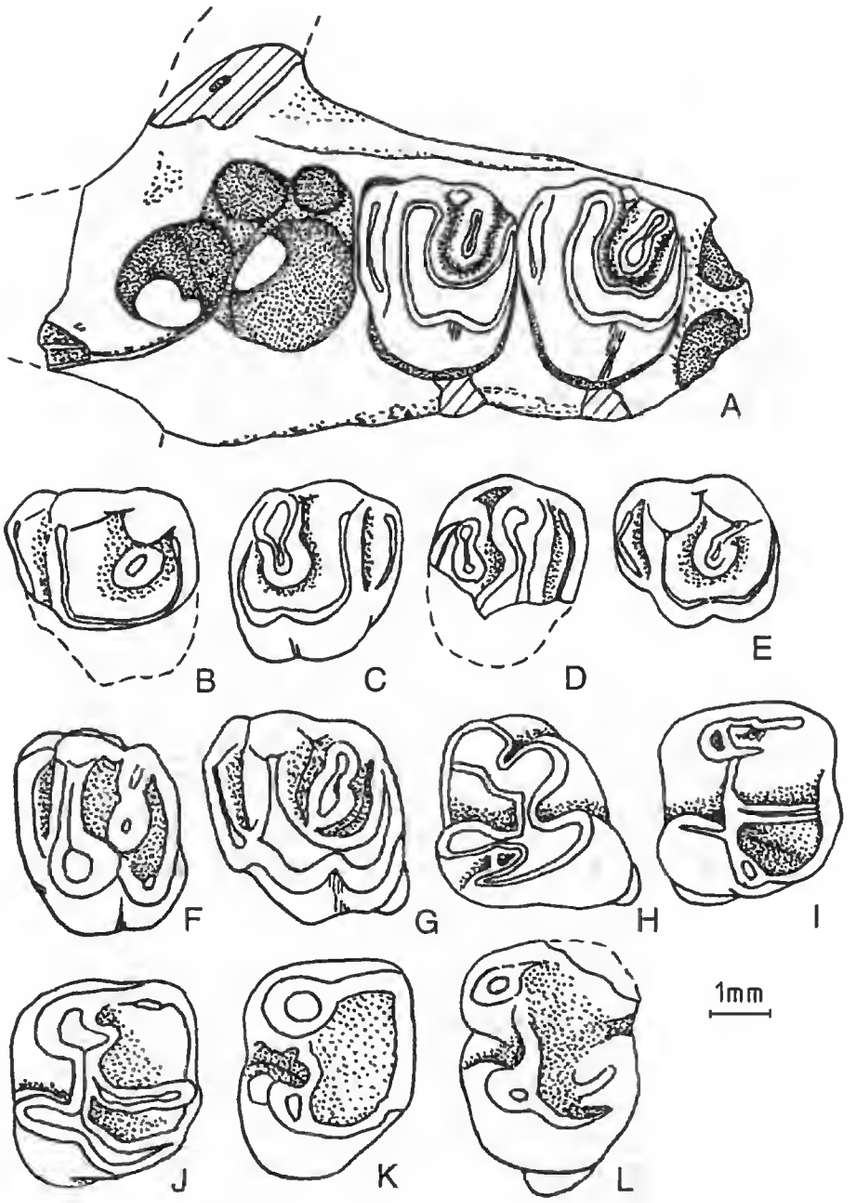



FIG. 2. — Remains of *Petrokozlovia* cf. *P. notos* from the Andarak 2 locality (Kyrgyzstan, Early Eocene). Occlusal view. **A**, left maxillar fragment with M1 and M2, ZIN C.81033; **B**, left dP4, ZIN C.81042; **C**, right dP4, ZIN C.81043; **D**, right P4, ZIN C.81041; **E**, left M1, ZIN C.81044; **F**, left M1, ZIN C.81055; **G**, left M2, ZIN C.81056; **H**, right p4, ZIN C.81048; **I**, left m1, ZIN C.81050; **J**, left m2, ZIN C.81053; **K**, left m3, ZIN C.81054; **L**, left m3, ZIN C.81059.

The only known p4 (ZIN C.81048, Fig. 2H) is quite similar to the p4 in the holotype of *P. notos* (SHEVYREVA 1976, fig. 6v, pl. II, fig. 4v), but is less worn. The metaconid has a larger base than the protoconid and is shifted more anteriorly. The trigonid basin is restricted to a very narrow valley that opens anteriorly. The ectolophid is straight and short. The hypoconid is large; the posterolophid is also large and long. The entoconid is robust and connected to the hypoconid by a long hypolophid. The talonid basin is closed lingually, whereas in the holotype of *P. notos* it is open. The posteroflexid is blocked by a short ridge connecting the posterolophid and the hypolophid.

Even unworn lower molars show a lophodont morphology. On m1-2 (Fig. 2I, J) the trigonid basin is nearly completely closed posteriorly by the metalophid connecting the protoconid. The ectolophid is short. The hypoconid and the entoconid are tall, pointed cusps on unworn teeth. The hypolophid connects the ectolophid near its center even in unworn teeth, whereas in the lower molars of *T. notos* from Khaychin Ula II, it is well separated from the ectolophid and connects the latter only on heavily worn teeth (SHEVYREVA 1976). The talonid basin and the posteroflexid are closed lingually. A minute mesostylid occasionally occurs. The posterolophid is robust and directed posterolingually.

The m3 is more elongated than in the holotype of *P. notos* (Fig. 2K, L). It is a large tooth with simple morphology, having an expanded trigonid basin. The metalophid is shorter than in m1-2. On the specimen ZIN C.81059 there is a minute mesostylid, a relatively large additional cusp labial to the ectolophid (attached to the base of the hypoconid) and a very narrow, lingually open posteroflexid.

MEASUREMENTS (in mm)

| | dP4 | | P4 | | M1 | | M2 | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | L | W | L | W | L | W | L | W |
| ZIN C.81042 | 3.6 | – | | | | | | |
| ZIN C.81043 | 3.1 | 3.1 | | | | | | |
| ZIN C.81041 | | | 2.9 | – | | | | |
| ZIN C.81044 | | | | | 3.1 | 2.9 | | |
| ZIN C.81055 | | | | | 3.4 | 3.9 | | |
| ZIN C.81033 | | | | | 3.0 | 3.2 | 3.1 | 3.3 |
| ZIN C.81045 | | | | | | | 3.1 | – |
| ZIN C.81046 | | | | | | | 3.5 | – |
| ZIN C.81047 | | | | | | | 3.1 | 3.5 |
| ZIN C.81056 | | | | | | | 4.0 | 3.7 |
| | **p4** | | **m1** | | **m2** | | **m3** | |
| | L | W | L | W | L | W | L | W |
| ZIN C.81048 | 3.7 | 3.3 | | | | | | |
| ZIN C.81049 | | | 3.3 | 3.5 | | | | |
| ZIN C.81050 | | | 3.4 | 3.4 | | | | |
| ZIN C.81051 | | | 3.2 | 3.2 | | | | |
| ZIN C.81058 | | | 3.4 | 3.2 | | | | |
| ZIN C.81052 | | | | | 3.8 | 3.1 | | |
| ZIN C.81053 | | | | | 3.8 | 3.5 | | |
| ZIN C.81054 | | | | | | | 4.1 | 3.3 |
| ZIN C.81059 | | | | | | | 4.0 | 3.1 |

REMARKS

The teeth referred to *Petrokozlovia* cf. *P. notos* from the Andarak 2 locality vary in size but show no distinctive differences in morphology. This variation in tooth size, however, is not greater than in infraspecies samples of recent sciurids (personal observation in ZIN collection) or, for example, in latest Cenozoic *Spermophilus* (Goodwin *et* Hayes, 1994). Nevertheless, some larger teeth (*e.g.* ZIN C.81055 and ZIN C.81056, Fig. 2F, G) could belong to another species of *Petrokozlovia*, but so far it is impossible to clarify this question.

The only named species of *Petrokozlovia*, *P. notos* Shevyreva, 1972 was based on a sample from the Middle Eocene Khaychin Svita at Khaychin Ula II in Mongolia. The size and position of the zygomatic root and incisive foramen in ZIN C.81033 are the same as in *P. notos* from the type locality (SHEVYREVA 1976, pl. II, fig. 1). But in the latter specimen the ridge from P3 along the border of incisive foramen is more prominent than in ZIN C.81033. The Andarak specimen differs from those from Khaychin Ula II by the more lingual position of P3; this tooth also seems to be larger. On the M1, 2 of the Andarak *Petrokozlovia* the metacone is smaller than the metaconule, whereas for the Mongolian specimens the opposite situation is more characteristic. The molar dimensions of the Andarak *Petrokozlovia* are within the range of variation of molars from the Khaychin Ula II locality (SHEVYREVA 1976).

The isolated P4 attributed to *Petrokozlovia* sp. from the Middle Eocene Kuldana Formation of Pakistan (HUSSAIN *et al.* 1978, pl. 4, fig. 9) is quite similar to the P4 and dP4 of *Petrokozlovia* in morphology, especially in lacking a paraconule, but differs in its smaller size. The p4 of the Kuldana *Petrokozlovia* sp. (HUSSAIN *et al.* 1978, pl. 3, fig. 11) resembles the p4 on the holotype of *P. notos* in its incomplete hypolophid, but differs from it and from the p4 described above by the a larger hypoconid, by the presence of a deep, well-defined valley between the ectolophid and posterolophid and by its smaller size.

Two unnamed species of cf. *Petrokozlovia*, based on three isolated teeth, were described from the Middle Eocene of Pakistan (HARTENBERGER 1982). The P4 of cf. *Petrokozlovia* sp.1 from Panoba (HARTENBERGER 1982, pl. 2, fig. 6) nearly lacks an anterior cingulum; by this feature and by lesser dimensions it differs greatly from *P. notos* from Central Asia. The presumed M1 of cf. *Petrokozlovia* sp.2 from Chorlakki (HARTENBERGER 1982, pl. 2, fig. 12) is closer in morphology to the Central Asiatic *P. notos*, but is smaller and has a lesser developed hypocone. Although no strong evidence demonstrates the presence of *Petrokozlovia* in the IndoPakistani Eocene faunas, it is possible that a distinct, smaller species of *Petrokozlovia* occurs there.

The third one, a more primitive unnamed species of *Petrokozlovia*, with more cuspate molars and a distinct paraconule, is known from the Early Eocene Lower Obayla Subsvita in the Zaissan Depression of Kazakhstan (SHEVYREVA 1976, fig. 6e, pl. II, fig. 3).

The comparatively anterior position of the upper tooth row relatively to the zygomatic root, similar to the condition of *Cocomys* (LI *et al.* 1989, fig. 3), is a primitive feature for *Petrokozlovia*. But in the much more posterior location of the incisive foramen and in the relatively shorter zygomatic root, *Petrokozlovia* is more derived than *Cocomys*. The position of incisive foramen indicates that the maxillary component of the bony palate was greatly reduced in *Petrokozlovia* and as a whole the bony palate was relatively shorter than in *Cocomys*.

*Yuomys* from the Late Eocene of China (LI 1975; WANG 1978; YE 1983) is similar to *Petrokozlovia* by the lack of paraconules, by the slender zygomatic root and by its similar size,

but differs considerably in its larger P3, by the lack of a hypocone on P4, by the more anterior position of the posterior zygomatic root (on the level of the anterior margin of P4) and by a straighter hypolophid on the lower molars.

On the holotype of chapattimyid *Terrarboreus arcanus* from the Middle Oligocene of Kazakhstan (SHEVYREVA 1971a, fig. 7; 1976, pl. III, fig. 1), the maxillary root of the zygoma is shifted somewhat more anteriorly than in *Petrokozlovia*. Both genera are similar in possessing a small P3, in the presence of a hypocone on P4, in lacking a paraconule, and in having a relatively short and slender zygomatic root, but *Terrarboreus* differs in its wider boney palate and shorter p4. The slightly more derived crested pattern of the cheek teeth of the Late Eocene *Yuomys* and the Oligocene *Terrarboreus* (= "*Woodomys*") could easily be derived from the condition of the Early-Middle Eocene *Petrokozlovia*.

In cheek tooth morphology (especially lower teeth) *Petrokozlovia* is basically similar to early cylindrodontids (*e.g. Ardynomys* and *Hulgana*) and *Petrokozlovia* cf. *P. notos* from Andarak 2 locality is closer to them than species of *Petrokozlovia* from Mongolia and Kazakhstan in having a complete hypolophid.

## Genus **SAYKANOMYS** Shevyreva, 1972

*Saykanomys*: Shevyreva 1972: 134, 1976: 27.

REVISED DIAGNOSIS. — Small chapattimyids with predominantly cusped tooth pattern and shallow mandible. Short maxillary root of zygoma bears a sloping, relatively low ridge for insertion of m. masseter lateralis; its posterior edge is on a level with the posterior margin or center of P4.

INCLUDED SPECIES. — *S. bohlini* (Dawson, 1964) (= *S. chalchae* Shevyreva, 1972). Early and Middle Eocene of Mongolia, China, Kazakhstan, and Kyrgyzstan.

### ***Saykanomys*** cf. ***S. bohlini*** (Dawson, 1964), comb. nov.

*Saykanomys* sp.: AVERIANOV & UDOVICHENKO 1993: 367.

MATERIAL. — ZIN C.81072, left maxilla fragment with zygomatic root and P4 M1 (Fig. 3A-D); ZIN C.81115, left fragment of juvenile maxilla with alveoli of deciduous teeth (Fig. 3E, F); ZIN C.81127, left m3 (Fig. 3G); ZIN C.81128 and ZIN C.81129, right m3.

DESCRIPTION

The maxilla and the zygomatic root are nearly the same as those figured for "*S. chalchae*" from Khaichin Ula (SHEVYREVA 1976, fig. 5a, b). The incisive foramen is large and terminates at the level of the posterior margin of P4. The zygomatic root is slender; its posterior margin is opposite the center of P4 (on the specimen from Khaichin Ula it is closer to the posterior margin of this tooth). The infraorbital foramen seems to be relatively large, larger than in the Mongolian specimen. At the level of P3 on the zygomatic root there is a large but sloping elevation for the insertion of m. masseter lateralis.

The P3, judging from its alveolus, was small. The P4 is molarized, rounded in outline and with a large hypocone. In the Mongolian specimen, P4 is nearly triangular in shape and has a

weaker hypocone and a stronger parastyle. The parastyle is not developed on P4, nor on M1, but the anterior cingulum is not reduced.

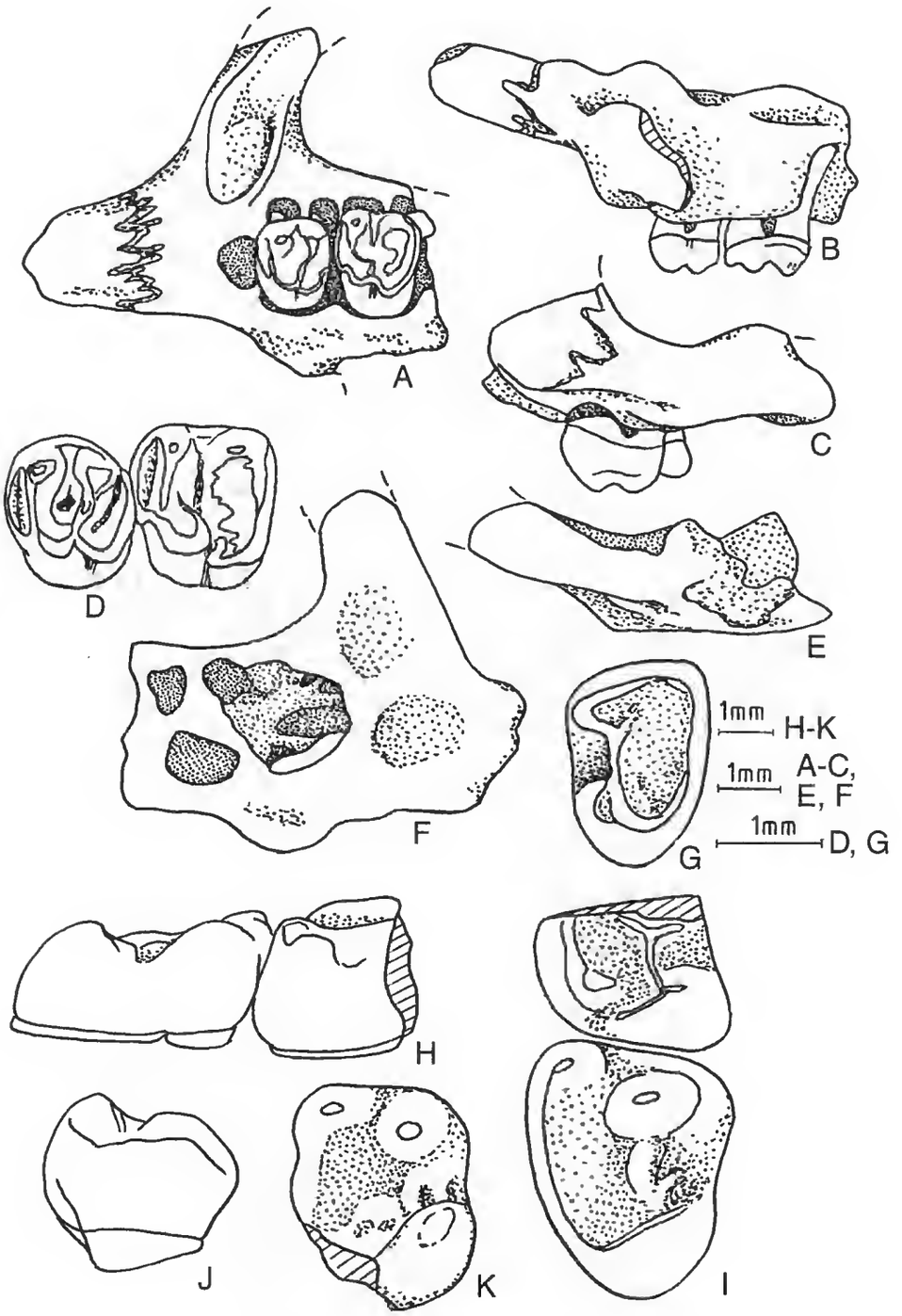



FIG. 3. — Remains of *Saykanomys* cf. *S. bohlini* (**A-G**) and ?*Adolomys* sp. (**H-K**) from the Andarak 2 locality (Kyrgyzstan, Early Eocene). **A-D**, left maxillar fragment with P4 and M1, ZIN C.81072 (**A**, **D**, occlusal view; **B**, labial view; **C**, anterior view); **E-F**, right fragment of juvenile maxilla without teeth, ZIN C.81115 (**E**, anterior view; **F**, occlusal view); **G**, left m3, ZIN C.81127; **H-J**, right mandible fragment with part of m2 and m3, ZIN C.81060 (**H**, labial view; **I**, occlusal view; **J**, m3, posterior view); **K**, right m3, ZIN C.81061, occlusal view.

All known m3 resemble in outline the m3 of the holotype of *S. chalchae* from Khaichin Ula (SHEVYREVA 1976, fig. 5). They have a large trigonid basin, complete ectolophid, short and incomplete hypolophid and a large hypoconid passing into the posterolophid.

MEASUREMENTS (in mm)

| | P4 | | M1 | |
|---|---|---|---|---|
| | L | W | L | W |
| ZIN C.81072 | 1.3 | 1.6 | 1.4 | 1.7 |

| | m3 | |
|---|---|---|
| | L | W |
| ZIN C.81127 | 1.9 | 1.5 |
| ZIN C.81128 | 2.1 | 1.7 |
| ZIN C.81129 | 1.9 | 1.5 |

REMARKS

The genus *Saykanomys* was tentatively put in synonymy with *Advenimus* by DAWSON *et al.* (1984) and unquestionably by DASHZEVEG (1990a), although without further discussion. The three or four species of *Advenimus* from the Early and Middle Eocene of China are known from lower jaws and dentitions only (DAWSON 1964; DAWSON *et al.* 1984). I agree that the lower teeth of small *Advenimus* species (*A. bohlini*) are very difficult to distinguish from those of *Saykanomys chalchae* Shevyreva, 1972 by size and morphology. Therefore, these species are accepted here as synonymous. Thus *S. bohlini*, comb. nov., has the zygoma and upper molar morphology described for "*S. chalchae*" (SHEVYREVA 1972, 1976). But in the Andarak 2 locality two samples of molars having the morphology of an *Advenimus-Saykanomys* type are represented. The smaller sample belongs to the smaller species, and is the size of *A. bohlini-S. chalchae*; this species has a maxilla morphology that recalls that of *S. chalchae* (Fig. 3A-C). The other sample unites the larger teeth, approximately of *A. burkei* size, and includes one maxilla fragment with quite distinct morphology (Fig. 4A-C). The latter sample is referreed here to *Advenimus* cf. *A. burkei*, the type species of its genus. As *A. burkei* and *A. bohlini* (= *S. chalchae*) appears each to have a distinctive zygoma morphology, these species are referred here to separate genera. The former genus is *Advenimus*, the latter is *Saykanomys* since the junior synonym of *A. bohlini* is the type species of this genus.

## Genus **ADVENIMUS** Dawson, 1964

*Advenimus*: Dawson, 1964: 4.

REVISED DIAGNOSIS. — Chapattimyids of moderate size with a cuspate to moderately crested tooth pattern and with a deep mandible, especially below p4. Maxillar zygomatic root long with a large, oblique oriented ridge bearing a robust tubercle for the insertion m. masseter lateralis; its posterior edge is on the level of the center of P3. From P3 along the margin of the incisive foramen extends a well-developed ridge.

Included species. — *A. burkei* Dawson, 1964 (Middle Eocene of China and Early Eocene of Kyrgyzstan) and *A. hupeiensis* Dawson *et al.*, 1984 (Early Eocene of China).

## *Advenimus* cf. *A. burkei* Dawson, 1964

Material. — ZIN C.81063, right maxilla fragment with zygomatic root and P3,4 (Fig. 4A-C); ZIN C.81116, left fragment of juvenile maxilla without teeth; ZIN C.81117, right dP4 (Fig. 4D); ZIN C.81118, left P4 (Fig. 4E); ZIN C.81064, right M1(?) (Fig. 4F); ZIN C.81065, right M2(?) (Fig. 4G); ZIN C.81119, left M3 (Fig. 4H); ZIN C.81066, anterior fragment of right mandible with incisor (Fig. 5D); ZIN C.81067, fragment of left mandible with p4 and m1 (Fig. 5A-C); ZIN C.81120 and ZIN C.81121, right p4 (Fig. 4I); ZIN C.81068, ZIN C.81122, ZIN C.81123, and ZIN C.81125, right m1 (Fig. 4J); ZIN C.81069 and ZIN C.81126, right m2; ZIN C.81124, left m2(?) (Fig. 4K); ZIN C.81070, left m2; ZIN C.81071, right m2.

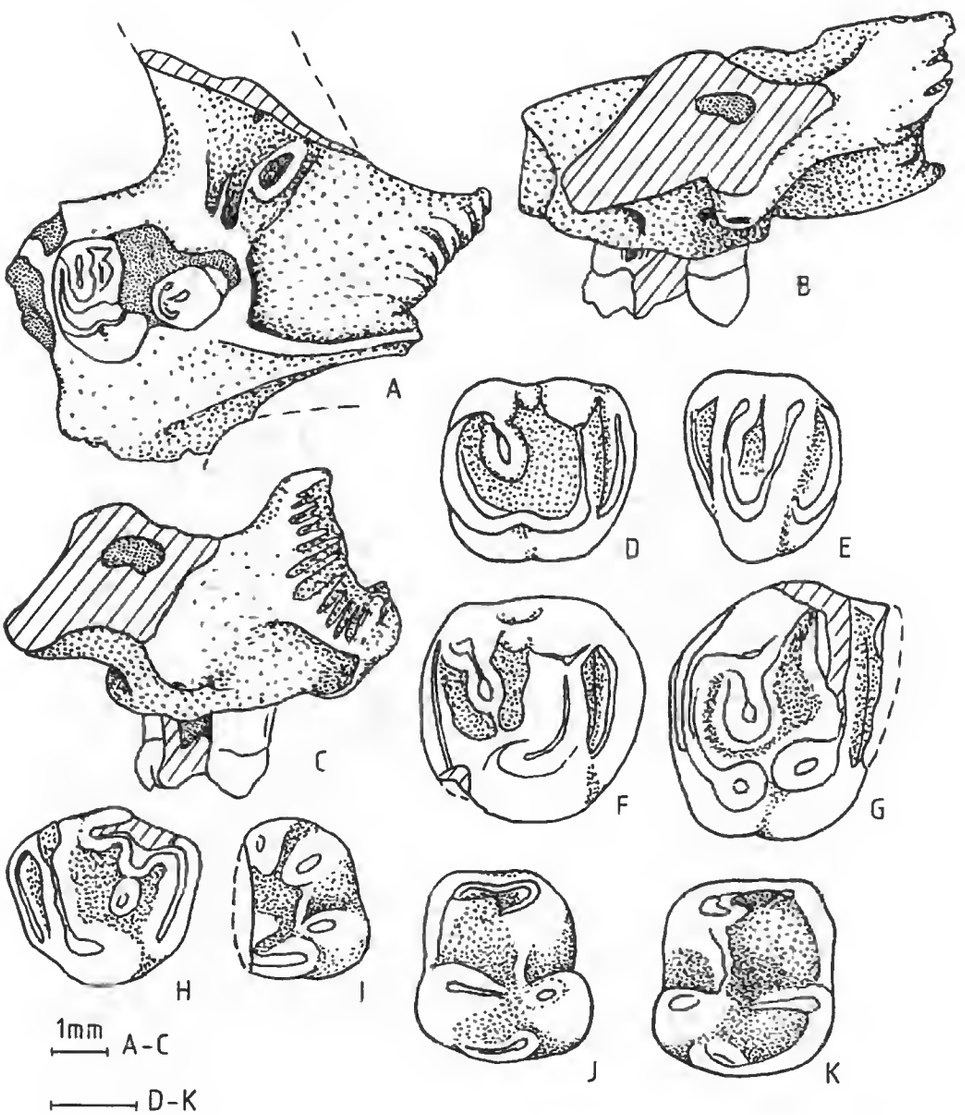



Fig. 4. — Remains of *Advenimus* cf. *A. burkei* from the Andarak 2 locality (Kyrgyzstan, Early Eocene). (**A**, **D-K**, occlusal view; **B**, labial view; **C**, anterior view). **A-C**, right maxillar fragment with P3,4, ZIN C.81063; **D**, right dP4, ZIN C.81117; **E**, left P4, ZIN C.81118; **F**, right M1, ZIN C.81064; **G**, right M2, ZIN C.81065; **H**, left M3, ZIN C.81119; **I**, right p4, ZIN C.81120; **J**, right m1, ZIN C.81068; **K**, left m2, ZIN C.81124.

DESCRIPTION

The infraorbital foramen is large. The maxillary zygomatic root has a long base and a large oblique crest near P3 bearing a robust tubercle with a pit for insertion m. masseter lateralis. Posterior to this crest is a shallow excavation separated into two parts by a thin crest extending parallel to the former crest. A robust ridge follows the margin of the incisive foramen from P3. The incisive foramen extends posteriorly at the level of the anterior margin of P3 (in *Saykanomys* cf. *bohlini* it terminates near the posterior margin of P4).

The known dP4 has a relatively small hypocone, a well-developed anterior cingulum with a moderate parastyle, a metaconule larger than the metacone, a mesostyle and no paraconule.

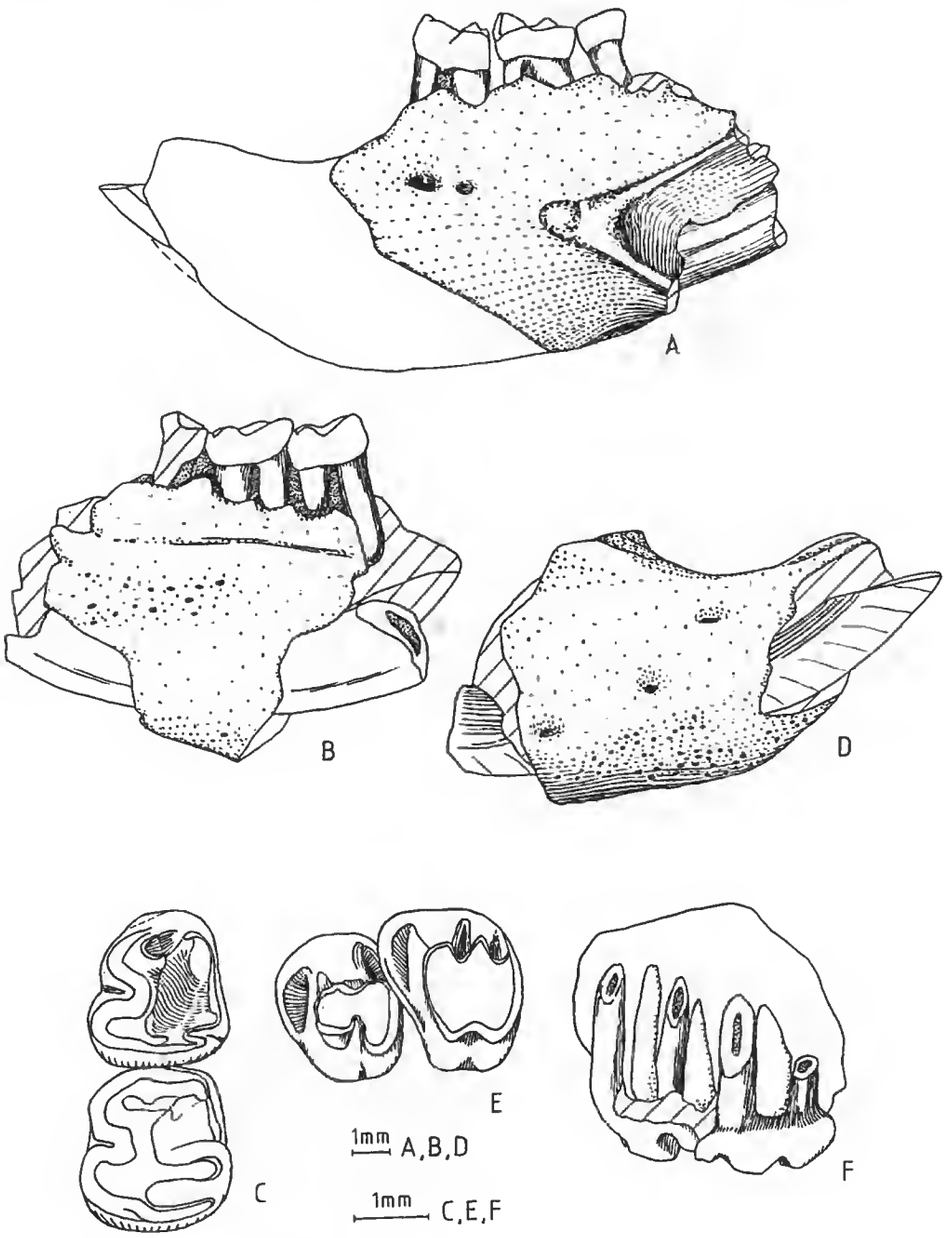



FIG. 5. — Remains of *Advenimus* cf. *A. burkei* (**A-D**) and Ctenodactyloidea indet. (**E, F**) from the Andarak 2 locality (Kyrgyzstan, Early Eocene). **A-C**, left mandible fragment with p4 and m1, ZIN C.81067 (**A**, labial view, anterior part reconstructed from ZIN C.81066; **B**, lingual view, **C**, p4 and m1, occlusal view); **D**, right mandible fragment, ZIN C.81066, labial view; **E-F**, left maxillar fragment with P4 and M1, ZIN C.81130 (**E**, occlusal view, **F**, labial view).

The P3 is one rooted with conelike crown bearing a notch along its posterior margin.

On the P4 the hypocone is well-developed, the metalophe is complete, the metacone and the metaconule are equal in size and the paraconule is distinct. Judging from the alveolus of M1 in ZIN C.81063 (Fig. 4A), this tooth was notably wider than P4.

The presumed M2 is wider than M1 and has a relatively larger hypocone. On both teeth the metaconule is smaller than the metacone, a distinct paraconule is present and the anterior cingulum is well-developed.

On the M3 tentatively referred to this taxon (Fig. 4H) the hypocone is small and widely separated from the protocone. The metaloph is not complete and the metaconule is larger than the metacone. The anterior cingulum is weak and the paraconule is absent.

The mandible fragments ZIN C.81066 and ZIN C.81067 allow the mandibular reconstruction of this animal (Fig. 5A). The mandible is short and deep, especially below p4, with two mental foramina below p4. The lower incisor is oval in cross-section.

The p4 has a pearlike crown in outline, a short ectolophid, a well-developed hypoconid and a large hypoconulid (posterolophid on worn teeth). The metaconid is shifted considerably more anteriorly than the protoconid.

On unworn m1 and m2 the ectolophid and the hypolophid are not complete. The trigonid basin is nearly closed posteriorly by the metalophid. The talonid basin is small, the hypoconulid is large. The trigonid of m1 is notably narrower than the talonid; in m2 they are approximately equal in width.

MEASUREMENTS (in mm)

| | dP4 | | P3 | | P4 | | M1 | | M2 | | M3 | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | L | W | L | W | L | W | L | W | L | W | L | W |
| ZIN C.81117 | 2.2 | 2.2 | | | | | | | | | | |
| ZIN C.81063 | | | 1.2 | 1.3 | 1.6 | 2.6 | | | | | | |
| ZIN C.81118 | | | | | 1.9 | 2.1 | | | | | | |
| ZIN C.81064 | | | | | | | 2.6 | 2.6 | | | | |
| ZIN C.81065 | | | | | | | | | 2.6 | 2.9 | | |
| ZIN C.81119 | | | | | | | | | | | 2.3 | 2.0 |

| | p4 | | m1 | | m2 | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | L | W | L | W | L | W |
| ZIN C.81120 | 2.0 | – | | | | |
| ZIN C.81121 | 2.0 | 1.9 | | | | |
| ZIN C.81067 | 2.3 | 1.9 | 2.4 | 2.1 | | |
| ZIN C.81068 | | | 2.3 | 2.0 | | |
| ZIN C.81122 | | | 2.1 | 1.9 | | |
| ZIN C.81123 | | | 2.1 | 1.8 | | |
| ZIN C.81125 | | | 2.1 | 1.8 | | |
| ZIN C.81124 | | | | | 2.1 | 2.1 |
| ZIN C.81069 | | | | | 2.4 | 2.2 |
| ZIN C.81070 | | | | | 2.4 | 2.2 |
| ZIN C.81071 | | | | | 2.4 | 2.3 |
| ZIN C.81126 | | | | | 2.3 | – |

REMARKS

According to the better-developed masticatory muscles (m. masseter lateralis) and deeper mandible bearing a more curved incisor, *Advenimus* was more adapted for gnawing, than *Saykanomys*. *Advenimus* is also more derived in the more anterior position of its zygomatic root.

The mandibles from the Middle Eocene Ulan Shireh Formation of Inner Mongolia, China, referred to cf. *Advenimus* sp. (DAWSON 1964, figs 7, 8) do not differ in tooth size from *A. burkei* and have a deep mandible below p4, which is postulated here to be diagnostic for *Advenimus*. Most probably they belong to *A. burkei*.

## Genus **KHODZHENTIA** n.g.

ETYMOLOGY. — Named for Khodzhent, the city in Tadzhikistan near which the village of Andarak is located.

TYPE SPECIES. — *Khodzhentia vinogradovi* n.sp.

INCLUDED SPECIES. — Type species only.

DIAGNOSIS. — Chapattimyids of moderate size, with flattened tooth crowns bearing low and blunt cusps. Lower molars subrectangular in outline. Metaconid with same height as protoconid. The ectolophid, hypolophid, and posterolophid are incipient. The mesoconid is relatively small.

COMPARISONS

From primitive chapattimyines (*Esesempomys*, *Saykanomys*, *Advenimus*, *Hohomys*, *Bandaomys*, *Chkhikvadzomys* and *Bolosomys*) *Khodzhentia* n.g. differs by lower and blunter tooth cusps, from more derived members of the subfamily (*Chapattimys*, *Birbalomys*, *Gumbatomys*, *Petrokozlovia*, *Terrarboreus* and *Yuomys*) and from Miocene baluchimyines, by very pronounced bunodonty of molars.

## ***Khodzhentia vinogradovi*** n.sp.

ETYMOLOGY. — Dedicated to Professor Boris S. VINOGRADOV, one of the first experts on Paleogene rodents in Russia.

HOLOTYPE. — ZIN O.34022, left m2(?) (Fig. 6A-E). Andarak 2 locality, Osh Region of Kyrgyzstan. Lower Eocene (Upper Ypresian), Lower Alay beds. L, W = 2.5, 2.4.

MATERIAL. — ZIN C.81062, right m1(?) (Fig. 6F). L, W = 2.3, 2.0.

DESCRIPTION

The molars differ from those of other middlesized chapattimyids from the Andarak locality by their considerably thicker enamel. On the m1 there is a short metalophid bordering the trigonid basin posteriorly; the hypolophid is more developed than in m2. On the m2, in the deep valley between the protoconid and the hypoconid, there is a distinct low ridge labial to the mesoconid. On both molars the talonid basin and the hypoconulid are relatively large.

REMARKS

This new taxon is referred to the Chapattimyidae instead of the Tamquammyidae because the latter do not show a tendency to develop bunodont molars with low tooth cusps. Early tamquammyids with a cusped tooth pattern have pointed and relatively tall cusps. This pattern was transformed into the lophodont one in derived forms (*e.g. Tamquammys*) without decreasing the cusp height.

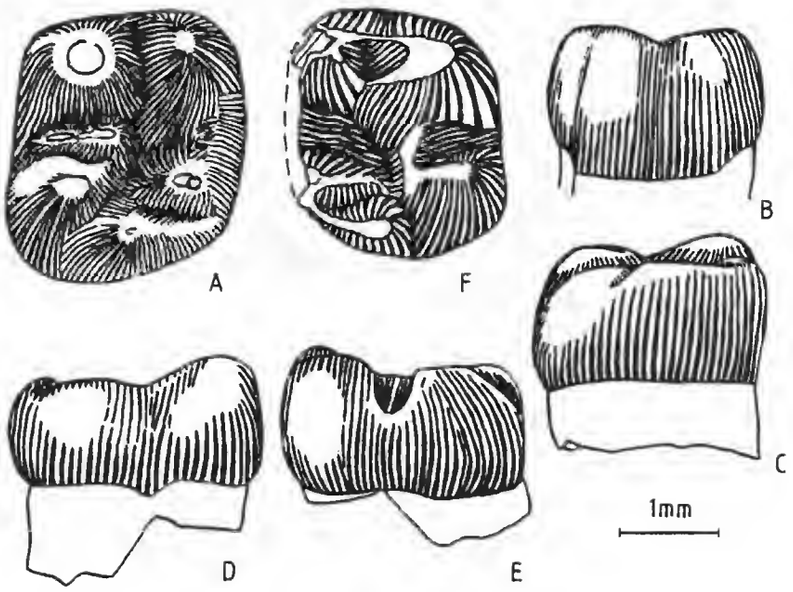



FIG. 6. — Remains of *Khodzhentia vinogradovi* n.g. et n.sp. from the Andarak 2 locality (Kyrgyzstan, Early Eocene). **A-E**, left m2, ZIN O.34022, holotype (**A**, occlusal view; **B**, anterior view; **C**, posterior view; **D**, lingual view; **E**, labial view); **F**, right m1, ZIN C.81062, occlusal view.

## Family TAMQUAMMYIDAE Shevyreva, 1983

Tamquammyidae: Shevyreva, 1983: 57, 1989: 61; AVERIANOV 1993: 150.

Cocomyidae: de Bruijn *et al.*, 1982: 252 [*nomen nudum*]; DAWSON *et al.* 1984: 147; LI *et al.* 1989: 179; DASHZEVEG 1990a: 15.

Orogomyidae: Dashzeveg, 1990b: 40.

DIAGNOSIS. — (From DAWSON *et al.* 1984: 147) Ctenodactyloid rodents with skull protrogomorphous to hystricomorphous, mandible sciurognathous. Dental formula 1/1 0/0 2/1 3/3. Cheek teeth cuspate to lophate, P4 and p4 nonmolariform, lacking metacone and hypoconid; dP4 molariform; on upper molars paraconule present and metaconule well-developed, on lower molars posterior arm of metaconid distinct, lophs of lower teeth transversely or posterolaterally oriented, when present.

INCLUDED GENERA. — *Tamquammys* Shevyreva, 1971 — Early and Middle Eocene of Kazakhstan and China; *Tsagankhushumys* Shevyreva, 1989, *Adolomys* Shevyreva, 1989, and *Orogomys* Dashzeveg, 1990 — Early Eocene of Mongolia;

*Cocomys* Dawson *et al.*, 1984 — Early Eocene of China;

*Alaymys* Averianov, 1993 — Early Eocene of Kyrgyzstan;

?*Geitonomys* Shevyreva, 1984 — Early Eocene of Kazakhstan;

*Tsinlingomys* Li, 1963 — Late Eocene of China.

## Genus **ALAYMYS** Averianov, 1993

### *Alaymys ctenodactylus* Averianov, 1993

*Tamquammys* sp.: Reshetov *et al.*, 1978: 152; Russell & Zhai 1987: 187.
*Alaymys ctenodactylus*: Averianov, 1991: 216 [*nomen nudum*], 1993: 151.

Holotype. — ZIN C.73846, right maxilla fragment with P3, 4 M1, 2 (Averianov 1993, fig. 1a-g). Andarak 2 locality, Osh Region of Kyrgyzstan. Lower Eocene (Upper Ypresian), Lower Alay beds.

Material. — ZIN C.77497, right maxilla fragment with zygomatic root and alveoli of P3, 4 M1, 2 (Averianov 1993, fig. 2a-v); ZIN C.79208, right maxilla fragment with P3, 4 M1, 2 (Fig. 7A-D); ZIN C.81034, left maxilla fragment with P4 M1 (Fig. 7H, I); ZIN C.81035, left maxilla fragment with P4 (Fig. 7E-G); ZIN C.81036 and ZIN C.81037, left maxilla fragments with the zygomatic root and without teeth (Fig. 7J-L); ZIN C.81038, right zygomatic root; ZIN C.79207, left mandible fragment with p4 m1-3 (Fig. 8A-C); ZIN C.77498, right mandible fragment with p4 m1, 2 (Averianov 1993, fig. 3z); ZIN C.81039, left mandible with incisor (Fig. 8D, E); ZIN C.81040 and ZIN C.81057, right m2(?); ZIN C.77499, right m3 (Averianov 1993, fig. 3i-n).

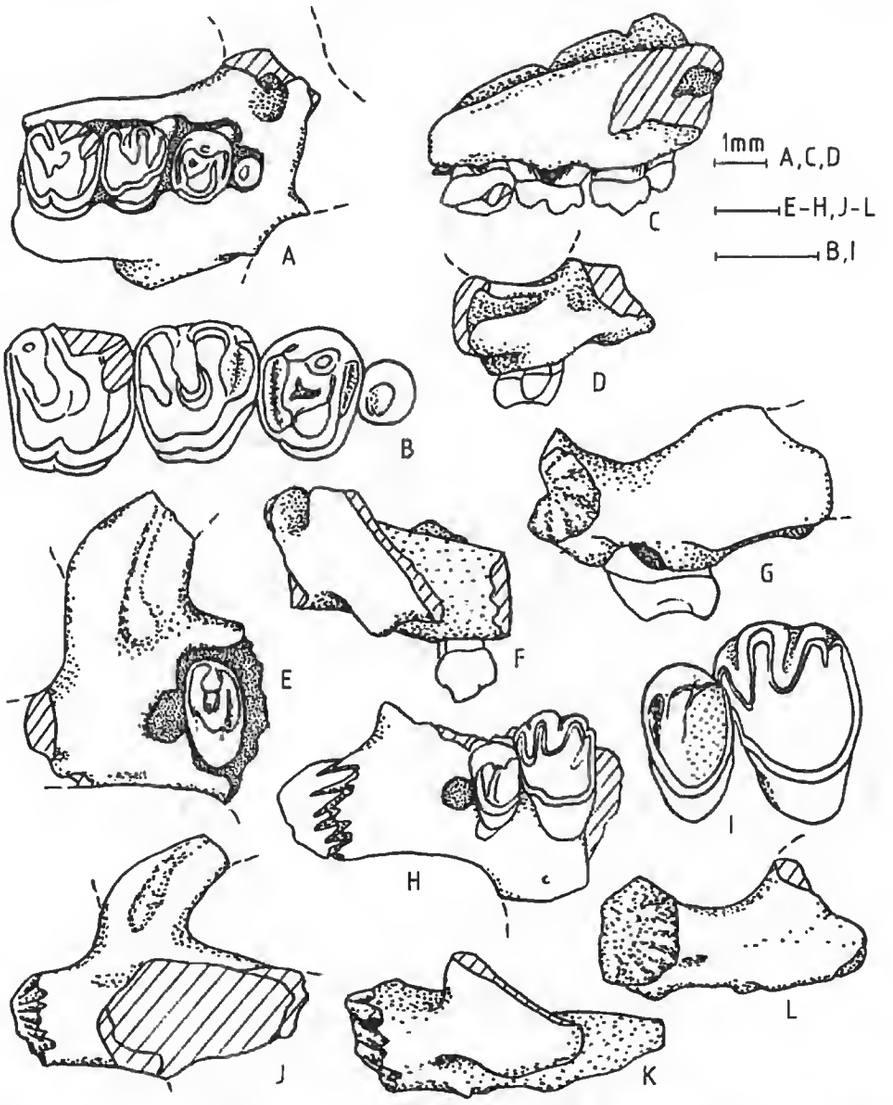



Fig. 7. — Remains of *Alaymys ctenodactylus* from the Andarak 2 locality (Kyrgyzstan, Early Eocene). **A-D**, right maxillar fragment with P3, 4 and M1, 2 ZIN C.79208 (**A**, **B**, occlusal view; **C**, labial view; **D**, anterior view); **E-G**, left maxillar fragment with P4, ZIN C.81035 (**E**, occlusal view; **F**, labial view; **G**, anterior view); **H-I**, left maxillar fragment with P4 and M1, ZIN C.81034, occlusal view; **J-L**, left maxillar fragment without teeth, ZIN C.81037 (**J**, occlusal view; **K**, labial view; **L**, anterior view).

DESCRIPTION

The infraorbital foramen is large. On the ventral surface of the maxillary zygomatic root between P3 and P4 is a large, sloping elevation for the insertion of m. masseter lateralis. The anterior surface of the anterior zygomatic root is far forward of the anterior margin of P3; its posterior surface is located at the anterior margin of P4. The posterior end of the incisive foramen is at the level of the anterior margin of P3 (in the holotype and ZIN C.79208, Fig. 7A) or near the center of P4 (in ZIN C.81034, Fig. 7H).

P3 small, with a conelike crown and with a groove along its posterolingual margin.

P4 has one labial cusp only and is more rounded than in other known tamquammyids. In all known specimens, the posterior cingulum is longer and much better developed than the anterior one.

On the M1 and M2 the hypocone is somewhat smaller than the protocone; both cusps are separated by a deep valley. The metacone and the metaconule are nearly equal in size. On M2 there is a weak mesostyle. The anterior cingulum is well separated from the protoloph even in worn teeth. The posterior cingulum disappears with moderate wear.

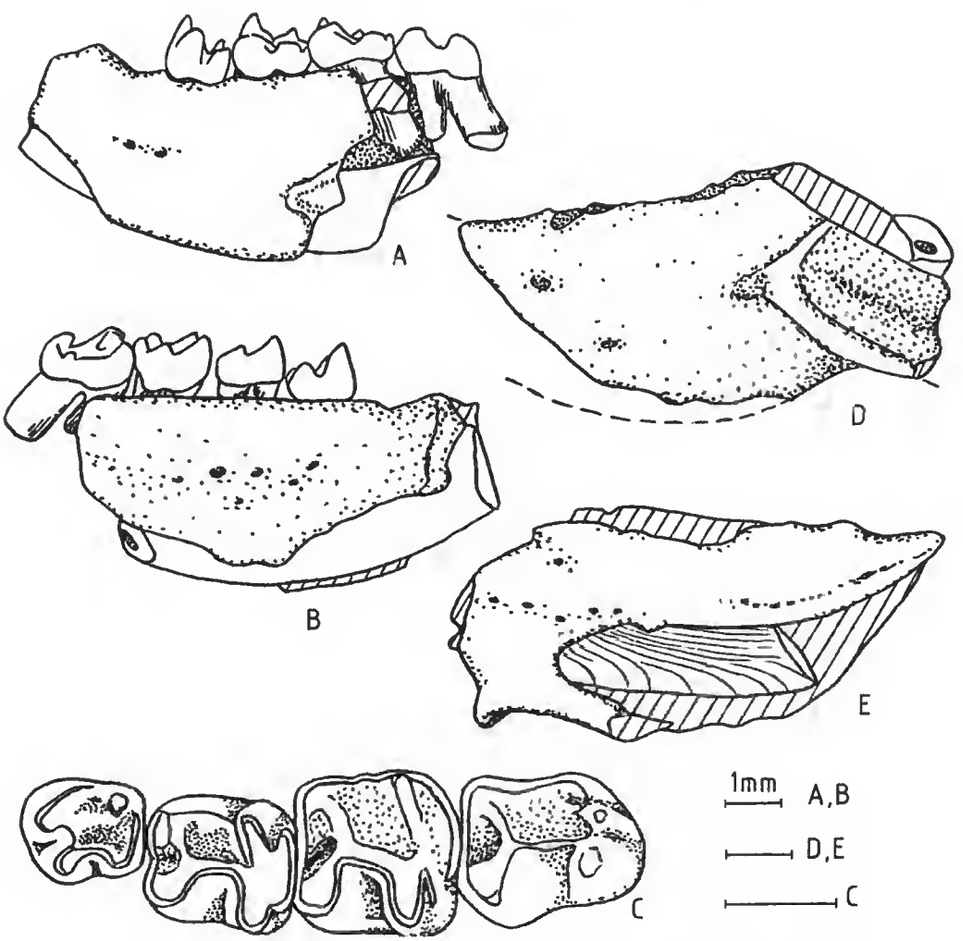



FIG. 8. — Remains of *Alaymys ctenodactylus* from the Andarak 2 locality (Kyrgyzstan, Early Eocene). **A-C**, left mandible fragment with p4 and m1-3, ZIN C.79207 (**A**, labial view; **B**, lingual view, **C**, occlusal view); **D-E**, left mandible fragment without teeth, ZIN C.81039 (**D**, labial view; **E**, lingual view).

On the M3 (AVERIANOV 1993, fig. 3a-d) the hypocone is considerably smaller than the protocone and well separated from it. The metacone is minute, virtually absent; the metaconule is much larger. There is a strong mesostyl. The anterior cingulum is well-developed and long.

The mandible is relatively shallow (Fig. 8D). The masseteric fossa ends anteriorly beneath the trigonid of m2. The mandible is deeply incised anterior to p4, as in *Tsinlingomys youngi* (LI 1963, pl. 1, fig. 1c, d). On the outer surface of the mandible are two small mental foramina, the first below the dorsal concavity of the mandible anterior to p4, and the second beneath the trigonid of p4.

The p4 is subrectangular in shape, its trigonid larger than the talonid and separated from it by a deep transverse valley. The ectolophid is short and weak. The hypoconid is greatly reduced relatively to the entoconid. On the p4 in ZIN C.77498 (AVERIANOV 1993, fig. 3) the low tip of the hypoconid is untouched by wear, whereas the entoconid is heavily worn. In spite of the great difference in height of the hypoconid and the entoconid, the bases of both cusps are of nearly equal size. In ZIN C.79207, the hypoconid is slightly larger, but still greatly reduced. In place of the hypoconulid is a minute tubercle (ZIN C.77498) or short transverse ridge (ZIN C.79207).

The lower molars of *A. ctenodactylus* (Fig. 8C) are more crested that those of *Cocomys* (LI *et al.* 1989, fig. 5d) and approximate the condition of *Tamquammys wilsoni* (DAWSON *et al.* 1984, fig. 3D). On m1, 2 the trigonid basin is small and closed posteriorly and the ectolophid is straight and relatively longer than in *T. wilsoni*; the hypolophid is complete, the posterolophid relatively long. There is no mesostylid. The m3 of *A. ctenodactylus* in ZIN C.79207 (Fig. 8C), however, is more primitive than in *T. wilsoni* in having a large trigonid basin closed posteriorly, a weaker hypolophid and entoconid and a larger cusplike hypoconulid. The ectolophid is straight and long. In the isolated m3, referred to *A. ctenodactylus* (ZIN C.77499: AVERIANOV 1993, fig. 3i-n), the ectolophid is shorter, the entoconid is larger, the hypolophid is better developed and the hypoconulid is ridgelike. Apparently the morphology of the molars of *Alaymys* was considerably varied.

MEASUREMENTS (in mm)

| | P3 | | P4 | | M1 | | M2 | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | L | W | L | W | L | W | L | W |
| ZIN C.73846 | 0.7 | 0.8 | 1.0 | 1.3 | 1.3 | 1.7 | 1.3 | 1.5 |
| ZIN C.79208 | 0.3 | 0.5 | 0.9 | 1.2 | 1.1 | 1.4 | 1.2 | 1.4 |
| ZIN C.81034 | | | 1.0 | 1.5 | 1.5 | 1.9 | | |
| ZIN C.81035 | | | 1.1 | 1.7 | | | | |
| | **p4** | | **m1** | | **m2** | | **m3** | |
| | L | W | L | W | L | W | L | W |
| ZIN C.79207 | 1.1 | 0.9 | 1.3 | 1.2 | 1.5 | 1.3 | 1.5 | 1.3 |
| ZIN C.77498 | 1.2 | 0.9 | 1.3 | 1.2 | 1.4 | 1.3 | | |
| ZIN C.81040 | | | | | 1.6 | 1.3 | | |
| ZIN C.81057 | | | | | 1.5 | 1.4 | | |
| ZIN C.77499 | | | | | | | 1.8 | 1.5 |

REMARKS

*Alaymys ctenodactylus* is the most derived species of the Tamquammyidae by the more anterior position of the maxillary root of zygoma.

The tamquammyid "Genus A species I" from the Lower Eocene of Pakistan is known only from an isolated P4 (DE BRUIJN *et al.* 1982, fig. 3). This is a right tooth, rather than left, as originally described, because in tamquammyids, the posterior cingulum of the fourth upper premolars is better developed than the anterior cingulum (SHEVYREVA 1976, fig. 4z h; LI *et al.* 1989, fig. 5; fig. 7B, I). In lacking a prominent parastyle it differs from *Tamquammys* and *Cocomys* and is closer to *Tsagankhushumys* (= *Bumbanomys*, = *Sharomys*, = *Kharomys*) and *Alaymys*, but differs from all known tamquammyid genera by its transversely elongate and short crown.

## Genus ?**ADOLOMYS** Shevyreva, 1989

### ?***Adolomys*** sp.

MATERIAL. — ZIN C.81060, right mandible fragment with posterior half of m2 (W = 3.4) and complete m3 (L, W = 5.0, 4.0, Fig. 3H-J); ZIN C.81061, partial right m3 (W = 4.0, Fig. 3K).

DESCRIPTION

Lower molars large, exceeding in size the molars of *Petrokozlovia* cf. *P. notos* from this locality, with low blunt cusps. On m2 is a ridge-like ectolophid which connects the protoconid and the relatively small hypoconid. The hypoconulid is large, near the size of the hypoconid. On m3 the ectolophid and other ridges are absent and the mesoconid is very small. The hypoconid is extremely large and in the form of an oblique ridge; the hypoconulid is absent and the entoconid is ridge-like and extends along the lingual margin of the tooth. The talonid basin is greatly expanded. On the ZIN C.81061 there are two anterior roots.

REMARKS

The only species of *Adolomys*, *A. ameristus* Shevyreva, 1989 is represented by lower dentition only from the Bumban Member of the Naran Bulak Svita at the Tsagan Khushu locality (Mongolia). The fragments described above are referred to ?*Adolomys* sp. because of the shape of m3 and the simplified morphology coupled with a large talonid basin.

The ?*Adolomys* sp. from Andarak is more than twice as large as *A. ameristus*.

## CTENODACTYLOIDEA *incertae familia*
Family, genus and species indet.

MATERIAL. — ZIN C.81130, fragment of left maxilla with P4 and M1 (L = 1.4, 1.7; W = 2.1, 2.3; Fig. 5E, F); several isolated cheek teeth and fragments of zygomatic roots.

### Description

The maxilla fragment with two cheek teeth (Fig. 5E, F) is unique in the Andarak rodent assemblage. Its first tooth cannot be P3 because it has three roots, two labial and one lingual, which are very slender and long (a three-rooted P3 is unknown for Rodentia). Therefore this must be a P4. This tooth has one central cusp surrounded by the anterior and posterior cingula. In these features it is quite similar to P4 of *Tataromys* from the Middle Oligocene of China and Mongolia (Bohlin 1946, fig. 19-10-13; Kowalski 1974, pl. 48, fig. 3; and others); but the P4 in *Tataromys* has only two roots (Bohlin 1946: 85). Moreover, the remaining morphology of M1 in ZIN C.81130 is quite distinct from that of *Tataromys*. This tooth is not as long as in *Tataromys*, and does not have a crested pattern. It has a well-developed anterior cingulum with a strong parastyle, but perhaps does not have a posterior cingulum.

The possibility remains that the described teeth are dP3 and dP4 since a dP3 larger than P3 is known for ctenodactyloid rodents (for example, in *Tamquammys wilsoni*, Dawson *et al.* 1984, fig. 3A). However, it seems that this dP3 is also one-rooted. Moreover, the very long roots of these teeth exclude this possibility.

### Remarks

The above described maxilla fragment (ZIN C.81130) could belong to a new genus of Chapattimyidae, or, more probably, of Ctenodactylidae. If so, it could be the oldest representative of the family Ctenodactylidae. But it is necessary to discover at least jaw fragments of this animal to confirm this supposition.

The isolated teeth and, especially, the fragments of zygomatic roots indicate that the fauna of ctenodactyloid rodents from Andarak 2 was more diverse than is described in this paper. But so far, with only limited material available, it is impossible to determine the nature of these rodents.

## DISCUSSION

### Phylogenetic relationships within the Ctenodactyloid rodents

Previous ideas on this subject were summarized in the review preceding the systematic description. Here phylogenetic analysis is provided for the better known taxa, for which at least upper and lower jaws were described (with the exception of *Chapattimys* which is known from isolated teeth only). The following characters are used in this analysis (derived conditions listed):

**1.** Histricomorphy.

**2.** Bone palate shortened, incisive foramen terminates near P3, 4.

**3.** Posterior zygomatic root is near the level of the anterior margin of M1 at least (1), or the anterior margin of P4 at least (2).

**4.** p3 absent.

**5.** P3 absent.

6. Cusp joined by continuous crests.
7. Hypocone on P4 absent.
8. Metacone on P4 absent, one labial root only on this tooth.
9. Metaconule absent.
10. Paraconule absent.
11. Paraconid absent.
12. Mesoconid joined with the hypoconid.
13. Ectolophid complete.
14. Hypolophid complete.
15. Hypoconulid ridge-like (posterolophid), connected with the hypoconid.
16. Talonid of p4 short and significantly narrower than trigonid, hypoconid reduced.
17. Incisor enamel multiserial.

TABLE 1. — Distributions of character states for nineteen Ctenodactyloid and other rodents and *Heomys* used for Hennig86 analysis. Abbreviations: 0 = primitive state; 1, 2 = derived states; ? = unknown.

| Taxon | Character | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 |
| *Heomys* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | ? | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Cocomys* | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 |
| *Tribosphenomys* | ? | ? | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Alagomys* | ? | ? | 0 | ? | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | ? | 0 |
| *Tsagankhushumys* | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| *Tamquammys* | 1 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| *Alaymys* | 1 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| *Chapattimys* | ? | ? | ? | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 |
| *Birbalomys* | 1 | ? | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 |
| *Saykanomys* | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| *Advenimus* | 1 | 1 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 |
| *Hohomys* | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| *Petrokozlovia* | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 |
| *Yuomys* | 1 | 1 | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 |
| *Terrarboreus* | 1 | 1 | 2 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 |
| *Tataromys* | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| *Ardynomys* | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| *Paramys* | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *Reithroparamys* | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| *Sciuravus* | 0 | 0 | 2 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |

The data matrix is represented in Table 1. All characters were coded as unordered (nonadditive). The data matrix was computer-analysed using FARRIS's Hennig86 program, with implicit enumeration option. *Heomys* was used as the outgroup.

Hennig86 generated seventeen trees with a length of 35, consistency index of 0.51 and retention index of 0.78. The strict (Nelsen) consensus tree of these trees is shown in Fig. 9, its length is 39, ci 0.46, ri 0.73. It shows no basal dichotomy of the main rodent groups, but suc-

cessive branching of taxa. This cladogram supports the monophyly of the Alagomyidae (*Tribosphenomts* and *Alagomys*, node D), but does not support the monophyly of Tamquammyidae and Chapattimyidae.

Concerning the Tamquammyidae this result may be wrong due to incomplete data; but three grades among tamquammyids are clearly shown:

1) the primitive Early Eocene *Cocomys* which falls into basal rodent unresolved polytomy including also *Paramys*, *Reithroparamys* and *Sciuravus*;

2) the somewhat more derived Early Eocene *Tsagankhushumys*;

3) the most derived latest Early Eocene *Tamquammys* and *Alaymys*, forming a monophyletic taxon (node G, subfamily?).

The monophyly of the three rodent groups, Cylindrodontidae, Ctenodactylidae, and Baluchimyinae (not used here), seems to be indisputable. As the Chapattimyidae do not include all the taxa that have been nested within it (Cylindrodontidae, Ctenodactylidae and three genera of tamquammyids), it is not a monophyletic taxon, but paraphyletic. It is considered here, following WOOD (1977) and HARTENBERGER (1982), as a lower grade within ctenodactyloid rodents, but requires family status. The protrogomorphy of cylindrodontids may be secondary derived, as in the case of the Bathyergidae (MAIER & SCHRENK 1987). Tamquammyid rodents are derived in some important characters with respect to the ctenodactylids (reduction of P4 and p4, the decrease of the hypoconid on p4, the shifting of the maxillary root of the zygoma anteriorly), but until now it has seemed more probably that the ctenodactylids originated from the chapattimyids (Fig. 9).

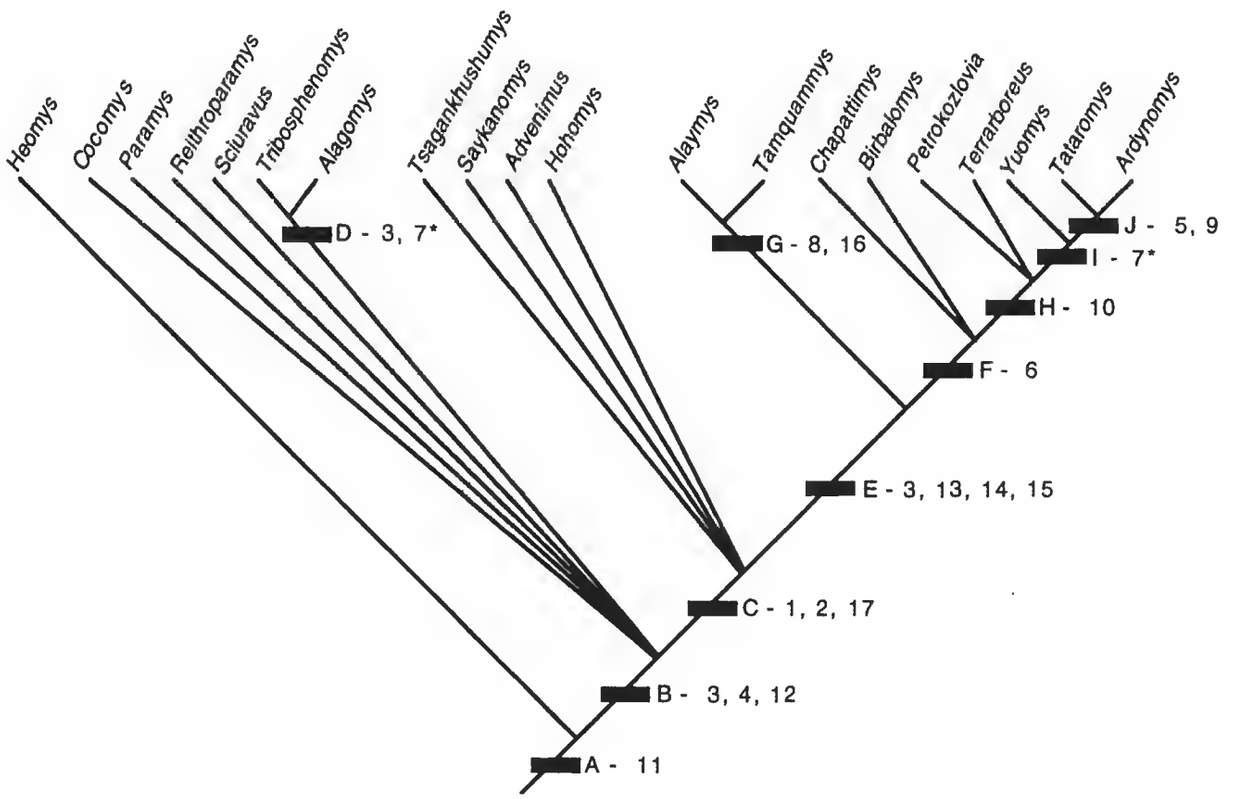



FIG. 9. — Strict (Nelsen) consensus tree of seventeen trees from a parsimony analysis using Hennig86. Numbers correspond to characters detailed in the text and scored in Table 1. Stars represent parallelisms and bars represent reversals.

SIMULTANEOUS EVOLUTION AND ORIGIN OF SOME GLIRES TAXA

The locality of Andarak 2 is still the only locality known where all three main groups of Glires-Rodentia, Lagomorpha, and Mixodontia are represented together. Probably this mammal assemblage was a portion of the poorly known early Eocene mammalian faunas of South Asia, which inhabitated tropical humid forests and coastal plains. Judging from the tropical fish fauna of Andarak 2 (AVERIANOV & UDOVICHENKO 1993), as well as from the abundance of remains

TABLE 2. — Number and percentage of determinated jaw fragments or cheek teeth of Glires from the Bumban Member of Naran Bulak Svita at Tsagan Khushu locality (Mongolia) and the Lower Alay beds at Andarak 2 locality (Kyrgyzstan). For Tsagan Khushu locality data from DASHZEVEG *et al.* 1987; DASHZEVEG & RUSSELL 1988; SHEVYREVA 1989; DASHZEVEG 1990a, b; using the systematics accepted here.

| Taxa | Tsagan Khushu | | Andarak 2 | |
|---|---|---|---|---|
| | *n* | % | *n* | % |
| MIXODONTIA | (19) | (34.5) | (14) | (11.0) |
| EURYMYLIDAE | | | | |
| *Rhombomylus* cf. *turpanensis* | 9 | 16.4 | | |
| MIMOTONIDAE | | | | |
| *Gomphos elkema* | 9 | 16.4 | | |
| *Zagmys insolitus* | 1 | 1.8 | | |
| *Anatolmylus rozhdestvenskii* | | | 8 | 6.3 |
| *Aktashmys montealbus* | | | 6 | 4.7 |
| RODENTIA | (36) | (65.5) | (73) | (57.5) |
| TAMQUAMMYIDAE | | | | |
| *Tsagankhushumys deriphatus* | 23 | 41.8 | | |
| *Orogomys obscurus* | 2 | 3.6 | | |
| *Euboromys grandis* | 1 | 1.8 | | |
| *Adolomys ameristus* | 3 | 5.5 | | |
| ?*Adolomys* sp. | | | 2 | 1.6 |
| *Alaymys ctenodactylus* | | | 13 | 10.2 |
| CHAPATTIMYIDAE | | | | |
| *Esesempomys centralasiae* | 2 | 3.6 | | |
| *Petrokozlovia* cf. *notos* | | | 19 | 14.7 |
| *Advenimus* cf. *burkei* | | | 20 | 15.8 |
| *Saykanomys* cf. *bohlini* | | | 5 | 3.9 |
| *Khodzhentia vinogradovi* | | | 2 | 1.6 |
| ALAGOMYIDAE | | | | |
| *Alagomys inopinatus* | 2 | 3.6 | | |
| IVANANTONIIDAE | | | | |
| *Ivanantonia efremovi* | 3 | 5.5 | | |
| Ctenodactyloidea indet. | | | 12 | 9.5 |
| LAGOMORPHA | | | (40) | 31.5 |
| MYTONOLAGIDAE | | | | |
| *Valerilagus reshetovi* | | | 35 | 27.6 |
| Lagomorpha *indet.* | | | 5 | 3.9 |
| Total | 55 | 100.0 | 127 | 100.0 |

of tropical sea and boid snakes, the climate there, in the Early Eocene, was very warm and humid, in contrast to the environment of that time in Central Asia and Indo-Pakistan subcontinent, which were semiarid (SAHNI 1989). The biota of the Andarak area was then extremely complex and diverse, with many niches occupied by varied herbivorous mammals (artiodactyls, perissodactyls and diverse Glires). This diverse community, producing intensive competition between herbivorous mammals, led to rapid development of varied adaptations and, finally, to the origin of some important groups of Glires, for example lagomorphs and ctenodactylids.

The Glires assemblage of Andarak 2 consists of two genera of mimotonids, including the most derived mixodontian *Aktashmys montealbus*, with extremely high crowned teeth (AVERIANOV 1994b), at least two taxa of the earliest lagomorphs (unpublished data), most derived tamquammyids (*Alaymys*), chapattimyids of different size and adaptations (*Petrokozlovia*, *Saykanomys*, *Advenimus* and *Khodzhentia*), and possibly the earliest ctenodactylids (Table 2). In contrast to this situation the Early Eocene fauna of the Tsagan Khushu locality in Mongolia (Table 2) is much less diverse. Moreover, in the Andarak fauna progressive groups (rodents and lagomorphs) dominated, whereas in Tsagan Khushu mixodontians (a Paleocene group) were quite abundant (Table 2). This may reflect the younger age of the Andarak fauna, but mostly it is due to a different paleoecological situation. In the Middle Eocene faunas of Central Asia (*e.g.* from the Lushi or Khaychin Formations, see RUSSELL & ZHAI 1987), the mixodontians were completely replaced by lagomorphs, but the latter were not so abundant as in the Andarak fauna. It is quite possible that the origin of ctenodactyloid rodents and lagomorphs took place on the coastal plains of South Asia much earlier than their first appearance in the continental faunas of Central Asia.

**Acknowledgements**

I thank Drs Olga POTAPOVA and Nikolai UDOVICHENKO and Mr. Leonid NALBANDJAN for assistance in the field. I am very grateful to Drs Donald RUSSELL and Vladimir GUSAROV for the help in preparation of the manuscript, to Dr Lawrence J. FLYNN for the reading of the manuscript and his important comments.

*Manuscript submitted for publication on 15 February 1995; accepted on 4 December 1995.*

## REFERENCES

AVERIANOV A. O. 1991. — Tarsals of Glires (Mammalia) from the Early Eocene of Kirgizia. *Geobios* **24**: 215-220.

— 1993 (1991). — Early Paleogene ctenodactyloids of Asia and the origin of the family Ctenodactylidae. *Trudy Zoologicheskogo Instituta Akademii Nauk SSSR* **243**: 148-158. [In Russian]

— 1994a. — A new species of *Sarcodon* (Mammalia, Palaeoryctoidea) from the Lower Eocene of Kirgizia. *Geobios* **27**: 255-258.

— 1994b. — Early Eocene mimotonids of Kyrgyzstan and the problem of Mixodontia. *Acta Palaeontologia Polonica* **4**: 393-411.

AVERIANOV A. O. & UDOVICHENKO N. I. 1993. — Age of Vertebrates from the Andarak Locality (Southern Fergana). *Stratigraphy, Geological correlation* **1** (3): 365-367.

BADAMGARAV D. & RESHETOV V. J. 1985. — Paleontology and stratigraphy of Paleogene of Transaltaic Gobi. *Trudy Sovmestnoi Sovetsko-Mongol'skoi Paleontologicheskoi Ekspeditsii* **25**: 1-104. [In Russian.]

BOHLIN B. 1946. — The fossil mammals from the Tertiary deposit of Tabenbuluk. Pt. 2. Simplicidentata, Carnivora, Artiodactyla, Perissodactyla, and Primates. *Palaeontologica Sinica*, N. S. C **8** (b): 1-259.

BRUIJN H. DE, HUSSAIN S. T. & LEINDERS J. J. M. 1982. — On some early Eocene rodent remains from Barbara Banda, Kohat, Pakistan, and the early history of the order Rodentia. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* ser. B **85**: 249-258.

CHOW M. & ROZHDESTVENSKY A. K. 1960. — Exploration in Inner Mongolia – a preliminary account of the 1959 field work of the Sino-Soviet Paleontological Expedition (SSPE). *Vertebrata Palasiatica* **4**: 1-10.

DASHZEVEG D. 1990a. — The earliest rodents (Rodentia, Ctenodactyloidea) of Central Asia. *Acta Zoologica Cracoviciensia* **33** (2): 11-35.

— 1990b. — New trends in adaptive radiation of Early Tertiary rodents (Rodentia, Mammalia). *Acta Zoologica Cracoviciensia* **33** (2): 37-44.

DASHZEVEG D. & MCKENNA M. C. 1991. — *Euboromys*, a new name for the Eocene rodent *Boromys* Dashzeveg, 1990, not *Boromys* Miller, 1916. *Journal of Vertebrate Paleontology* **11** (4): 527.

DASHZEVEG D. & RUSSELL D. E. 1988. — Paleocene and Eocene Mixodontia (Mammalia, Glires) of Mongolia and China. *Palaeontology* **31**: 129-164.

DASHZEVEG D., RUSSELL D. E. & FLYNN L. J. 1987. — New Glires (Mammalia) from the Early Eocene of the People's Republic of Mongolia. Part 1. Systematics and description. *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen* ser. B **90**: 133-142.

DAWSON M. R. 1964. — Late Eocene Rodents (Mammalia) from Inner Mongolia. *American Museum Novitates* **2191**: 1-15.

— 1977. — Late Eocene rodent radiations: North America, Europe and Asia. *Geobios*, Mem. Spec. **1**: 195-209.

DAWSON M. R., LI C.K. & QI T. 1984. — Eocene Ctenodactyloid rodents (Mammalia) of Eastern and Central Asia. *In* R. M. MENGEL (ed.). *Papers in Vertebrate Paleontology Honoring Robert Warren Wilson*. Carnegie Museum of Natural History, Special Publication **9**: 138-150.

FLYNN L. J. 1994. — Roots of rodent radiation. *Nature* **370**: 97-98.

FLYNN L. J., JACOBS L. L. & CHEEMA I. U. 1986. — Baluchimyinae, a new Ctenodactyloid Rodent subfamily from the Miocene of Baluchistan. *American Museum Novitates* **2841**: 1-58.

GOODWIN H. T. & HAYES F. E. 1994. — Morphologically derived ground squirrels from the Borchers local fauna, Meade County, Kansas, with a redescription of ?*Spermophilus cragini*. *Journal of Vertebrate Paleontology* **14**: 278-291.

HARLAND W. B., ARMSTRONG R. L., COX A. V., CRAIG L. E., SMITH A. G. & SMITH D. G., 1990. — *A Geologic Time Scale 1989*. Cambridge Univ. Press, New York, 263 p.

HARTENBERGER J.-L. 1982. — A review of the Eocene rodents of Pakistan. *Contributions of the Museum of Paleontology of the University of Michigan* **26**: 19-35.

— 1985. — The order Rodentia: major questions on their evolutionary origin, relationships and suprafamilial systematics. *In* W. P. LUCKETT & J.-L. HARTENBERGER (eds). *Evolutionary Relationships Among Rodents: A Multidisciplinary Analysis*. Plenum Press, New York: 1-33.

HU Y. 1995. — New late Early Eocene ctenodactyloid rodents (Rodentia, Mammalia) from Danjiangkou, Hubei. *Vertebrata Palasiatica* **33**: 24-38. [In Chinese with English summary.]

HUSSAIN S. T., BRUIJN H. DE & LEINDERS J. J. M. 1978. — Middle Eocene rodents from the Kala Chitta Range (Punjab, Pakistan). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, ser. B **81**: 74-112.

KOWALSKI K. 1974. — Middle Oligocene rodents from Mongolia. *Palaeontologia Polonica* **30**: 147-178.

LI C.-K. 1963. — Paramyids and sciuravids from North China. *Vertebrata Palasiatica* **7**: 151-160. [In Chinese with English summary.]

— 1975. — *Yuomys*, a new Ischyromyoid rodent genus from the Upper Eocene of North China. *Vertebrata Palasiatica* **13**: 58-70. [In Chinese with English summary.]

LI C.-K., ZHENG J.-J. & TING S.-Y. 1989. — The skull of *Cocomys lingchanensis*, an Early Eocene Ctenodactyloid Rodent of Asia. *In* C. C. BLACK & M. R. DAWSON (eds). *Papers on Fossil Rodents. In Honor of Albert Elmer Wood*. Natural History Museum of Los Angeles County, Science series **33**: 179-192.

MAIER W. & SCHRENK F. 1987. — The hystricomorphy of the Bathyergidae, as determinated from onthogenetic evidence. *Zeitschrift fuer Saugetierkunde* **52** (3): 156-164.

MENG J., WYSS A. R., DAWSON M. R. & ZHAI R. 1994. — Primitive fossil rodent from Inner Mongolia and its implications for mammalian phylogeny. *Nature* **370**: 134-136.

NESSOV L. A. 1987. — Results of search and investigation of Cretaceous and Early Paleogene mammals on the territory of the USSR. *Ezhegodnik Vsesoyuznogo Paleontologicheskogo Obshchestva* **30**: 199-218. [In Russian.]

NESSOV L. A. & AVERIANOV A. O. 1988. — The oldest rodents of the USSR. *In* S. E. RAMENSKYI (ed.). *Gryzuny. Trudy Vsesoyuznoi konferentsii*, Sverdlovsk. **1**: 7-8. [In Russian.]

QI T. 1987. — The middle Eocene Arshanto fauna (Mammalia) of Inner Mongolia. *Annals of the Carnegie Museum* **56**: 1-73.

RESHETOV V. J. 1979. — Early Tertiary Tapiroidea of Mongolia and the USSR. *Trudy Sovmestnoi Sovetsko-Mongol'skoi Paleontologicheskoi ekspeditsii* **11**: 1-143. [In Russian.]

RESHETOV V. J., SHEVYREVA N. S., TROFIMOV B. A. & CHKHIKVADZE V. M. 1978. — About vertebrates from the locality Andarak (Middle Eocene). *Byuleten' Moskovskogo Obshchestva Ispytatelei Prirody, Otdel geologicheskii* **53** (3): 151-152. [In Russian.]

RUSSELL D. E. & ZHAI R. J. 1987. — The Paleogene of Asia: mammals and stratigraphy. *Mémoires du Museum national d'Histoire naturelle*, serie C **52**: 1-490.

SAHNI A. & KHARE S. K. 1973. — Additional Eocene mammals from the Subathu Formation of Jammu and Kashmir. *Journal of the Paleontological Society of India* **17**: 31-49.

SAHNI A. & SRIVASTAVA M. C. 1977. — Eocene rodents of India: their palaeobiogeographic significance. *Geobios*, Mem. Spec. **1**: 87-95.

SAHNI A. & SRIVASTAVA V. C. 1976. — Eocene rodents and associated reptiles from the Subathu Formation of North-Western India. *Journal of Paleontology* **50**: 922-928.

SAHNI A. 1989. — Eocene rodents of South Asia: origins, dispersals, and paleoecology. *In* C. C. BLACK & M. R. DAWSON (eds). *Papers on Fossil Rodents. In honor of Albert Elmer Wood.* Natural History Museum of Los Angeles County, Science series **33**: 148-156.

SCHMIDT-KITTLER N. (ed.) 1987. — International symposium on mammalian biostratigraphy and palaeoecology of the European Paleogene — Mainz, February 18-21 1987. *Munchner Geowissenschaften Abhanlungen* **10**: 1-312.

SHEVYREVA N. S. 1969. — Small Mammals from Paleogene of South of Zaissan Depression. *Byuleten Moskovskogo obschestva ispytatelei prirody, Otdel geologicheskyi* **44** (6): 146. [In Russian.]

— 1971a. — New rodents from the Middle Oligocene of Kazakhstan and Mongolia. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta AN SSSR* **130**: 70-86. [In Russian.]

— 1971b. — The first finding of the oldest rodents in the USSR. *Soobscheniya Akademii Nauk Gruzinskoi* SSR **61**: 745-747. [In Russian.]

— 1972. — New rodents from the Paleogene of Mongolia and Kazakhstan. *Paleontologicheskyi zhurnal* **3**: 134-145. [In Russian.]

— 1976. — Paleogene rodents of Asia. *Trudy Paleontologicheskogo Instituta AN SSSR* **158**: 1-115. [In Russian.]

— 1983. — New rodents from the Early Eocene of Zaaltay Gobi (Mongolia). *In* I. M. GROMOV (ed.). *Gryzuny. Materialy IV vsesoyuznogo soveshchania.* Nauka, Leningrad: 55-58. [In Russian.]

— 1984. — New Early Eocene rodents from Zaissan Depression. *In* L. K. GABUNIA (ed.). *Flora i fauna Zaissanskoi vpadiny.* Metsniereba, Tbilisi: 77-114. [In Russian.]

— 1989. — New rodents (Ctenodactyloidea, Rodentia, Mammalia) from the Lower Eocene of Mongolia. *Paleontologicheskyi zhurnal* **3**: 60-72. [In Russian.]

TJUTKOVA L. A., EMRY R. J., WANG B. & LUCAS S. G., 1995. — Lagomorphs and rodents of the Middle Eocene Shinzhaly fauna, eastern Kazakhstan. *Journal of Vertebrate Paleontology* **15**, Suppl. to No. 3: 56A.

TONG Y. & DAWSON M. R. 1995. — Early Eocene rodents (Mammalia) from Shandong Province, People's Republic of China. *Annals of the Carnegie Museum* **64**: 51-63.

WANG B. 1994. — The Ctenodactyloidea of Asia. *In* Y. TOMIDA, C. K. LI & T. SETOGUCHI (eds.). *Rodent and Lagomorph families of Asian Origins and Diversification.* Monography of the Natural Science Museum, Tokyo **8**: 35-47.

WANG J. 1978. — Fossil Amynodontidae and Ischyromyidae of Tongbo, Henan. *Vertebrata Palasiatica* **16**: 22-29. [In Chinese.]

WILSON R. W. 1986. — The Paleogene record of rodents: fact and interpretation. *In* K. M. FLANAGAN & J. A. LILLEGRAVEN (eds.). *Vertebrates, Phylogeny and Philosophy: Contributions in Geology*. University of Wyoming, Special Paper **3**: 163-175.

WOOD A. E. 1977. — The evolution of the rodent family Ctenodactilydae. *Journal of the Palaeontological Society of India* **20**: 120-137.

YE J. 1983. — Mammalian fauna from the Late Eocene of Ulan Shireh area, Inner Mongolia. *Vertebrata Palasiatica* **21**: 109-118. [In Chinese with English summary.]

*Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, 4e série, **18**, 1996
Section C, n° 4 : 663-671

# *Lartetictis* et *Adroverictis*, nouveaux genres de Melinae (Mustelidae, Carnivora, Mammalia) du Miocène de l'Ancien Monde

par Léonard GINSBURG & Jorge MORALES

**Résumé.** — Dans le cadre de la révision des Melinae, la *Mionictis dubia*, espèce uniquement européenne, est retirée du genre américain *Mionictis* et constitue le type d'un genre nouveau : *Lartetictis*, tandis qu'*Adroverictis* n.g. regroupe une forme d'Espagne du Miocène supérieur attribuée récemment à *Mionictis* et le Peruniinae indet. du Miocène moyen d'Yeni Eskihisar en Turquie.

**Mots-clés.** — Mustelidae, Carnivora, Miocène, évolution.

## *Lartetictis* and *Adroverictis*, two new genera of Melinae (Mustelidae, Carnivora, Mammalia) from the miocene of the old world

**Abstract.** — The systematic revision of the European species classified in the *Mionictis* genus allows us to remove them from this North American genus. *Mionictis dubia* from the Middle Miocene of Sansan and Göriach is now the type species of *Lartetictis* n.g. and the recently described *Mionictis ginsburgi* from the Upper Miocene of Ademuz the type species of *Adroverictis*, genus that also includes *Adroverictis schmidtkittleri*, a new species proposed for the Peruniinae indet. from the Middle Miocene of the Yeni Eskihisar.

**Key-words.** — Mustelidae, Carnivora, Miocene, evolution.

L. GINSBURG, *Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Paléontologie et URA 12 du CNRS, 8 rue de Buffon, F75231 Paris cedex 05.*

J. MORALES, *Departamento de Paleobiologia, Museo nacional de Ciencias naturales, CISC, José Gutierrez Abascal 2, 28006 Madrid, Espagne.*

## INTRODUCTION

Les Mustelidae sont des carnassiers de petite taille, longtemps considérés comme les plus primitifs des carnivores actuels. Depuis une quinzaine d'années, différentes découvertes ont fait l'objet d'un renouveau d'intérêt de la part de nombreux chercheurs, découvreurs de formes nouvelles ou soucieux d'approfondir la logique de la classification. Ces réflexions sont nées d'abord après que DEHM (1950) ait décrit de Wintershof-West (Bavière) deux très curieux petits Mustelida, *a priori* difficilement classables : *Broiliana* et *Stromeriella*. Ces deux animaux démontraient par leur existence même combien le fait de placer les formes fossiles dans les différentes cases déjà bien définies de la classification des carnivores actuels était dangereux et illusoire. Parmi les travaux qui se sont attaqués au problème de fond de la classification générale des Musteloidea (ou des Mustelida) nous citerons la remarquable étude de SCHMIDT-KITTLER (1981) et celle non moins remarquable de WOLSAN (1993). Nous serions injustes de ne pas citer, quoique ne traitant pas strictement des Mustelidae, la thèse de CIROT (1992).

Pour notre part, différentes découvertes que nous avons faites nous-mêmes dans le Miocène inférieur de France et d'Espagne nous ont amenés à reprendre différentes déterminations génériques et à établir de petites lignées phylétiques passées inaperçues. Ce fut d'abord la découverte, à Sansan, par BERGOUNIOUX et CROUZEL, de la tuberculeuse supérieure de *Mionictis dubia*, puis celle, à Artenay, par GINSBURG, d'une mandibule nommée alors *Mionictis artenensis* n.sp. (GINSBURG 1968), et d'une tuberculeuse supérieure, puis à Bézian, par BULOT, de deux tuberculeuses supérieures incomplètes du même groupe [attribuées alors à *Ischyrictis bezianensis* n.sp. et à ?*Mionictis artenensis* par GINSBURG & BULOT (1982)] et enfin la découverte de restes de maxillaires et de mandibules d'un nouveau genre, *Iberictis*, faite à Pellecahus (Gers) et à Artesilla en Aragon (GINSBURG & MORALES 1992 ; AZANZA *et al.* 1993). La forme d'Artesilla a été nommée *I. azanzae*, celle de Pellecahus *I. buloti*, tandis que les pièces d'Artenay et de Bézian déterminées comme (ou rapprochées de) *Mionictis artenensis* furent attribuées au genre *Trochictis* (GINSBURG & MORALES *op. cit.*). La découverte récente de la tuberculeuse supérieure d'Ademuz, attribuée au genre *Mionictis* par ALCALA, MONTOYA & MORALES (1994) nous a amenés à de nouvelles analyses, dont nous présentons ici les résultats.

Famille MUSTELIDAE Swainson, 1835
Sous-famille MELINAE Burmeister, 1850
Tribu MELINI Burmeister, 1850

DIAGNOSE. — Mustelidae avec M1 pourvue d'un protocône très développé en forme de demi-lune fermant la vallée centrale du trigone au contact du protoconule ; le cingulum lingual est très étendu vers l'arrière, formant un véritable talon. Le développement de ce talon est variable selon les genres, pouvant être parfois très fortement accentué. Chez certains genres existe une expansion antéro-linguale du cingulum, qui peut ceinturer entièrement le trigone. Sur m1 le talonide est important (par rapport au trigonide), présente une tendance à l'élargissement et peut chez certains genres atteindre une taille considérable. Sur P4 la lame paracône-métastyle est courte, le protocône de taille variable, mais très développé chez la majorité des genres. Parfois la taille de P4 peut être très grande par rapport à M1.

### Genre **LARTETICTIS** n.g.

ESPÈCE-TYPE. — *Lutra dubia* Blainville, 1842.

DIAGNOSE. — Melini à M1 pourvue d'une forte expansion postérieure du cingulum lingual développé en véritable talon. Talonide de m1 élargi et relativement grand par rapport au trigonide. P4 de taille modérée avec protocône assez développé.

DIAGNOSE DIFFÉRENTIELLE. — *Lartetictis* diffère de *Taxidea* et de *Melogale* par le moindre développement de P4; de *Melodon* par le moindre développement de la surface labiale au niveau du paracône et du plateau cingulaire labial de M1; d'*Adroverictis*, *Parataxidea* et *Meles* par l'absence de l'expansion antérieure du cingulum lingual de M1.

DERIVATIO NOMINIS. — En l'honneur d'Édouard LARTET, inventeur du gisement de Sansan, et avec la terminaison en *-ictis*, en grec la martre et, par extension, tout petit carnivore Mustelidae.

## DISCUSSION

La «loutre» de Sansan, *Lartetictis dubia*, a été attribuée au genre *Lutra* par BLAINVILLE (1841), suivi par LARTET (1851) et FILHOL (1891). THENIUS (1949) l'a attribuée au genre américain *Mionictis* dont l'espèce-type est *M. incertus* Matthew, 1924. L'état évolutif de *M. incertus* est certes voisin de celui de l'espèce de Sansan, mais en diffère par le talonide de m1 qui est nettement moins large, avec une crête linguale plus mince et une pente interne de l'hypoconide plus inclinée, comme chez *Trochictis carbonaria*. *M. incertus* se rapproche donc plus de *Trochictis* que de *Lartetictis*. En l'absence dans les inventaires d'une M1 de *Mionictis incertus* ou d'une autre espèce américaine de *Mionictis*, on ne peut pas aller plus loin dans l'analogie avec *Trochictis*. *Lartetictis* n'est représentée que par l'espèce-type.

### ***Lartetictis dubia*** (Blainville, 1842)

*Lutra dubia* n.sp. Blainville, 1842 (genre *Mustela*, pl. XIV).

*Lutra dubia* Blainville — GERVAIS 1859 : 244; — HOFMANN 1893, pl. III, fig. 7-9.

*Mionictis dubia* (Blainville) — THENIUS 1941, figs 1-3; — GINSBURG 1961, figs 50-54, pl. XI fig. 12; 1963 : 9; 1968, fig. 4; — GINSBURG & MORALES 1992 : 113; — ALCALA, MONTOYA & MORALES 1994 : 1095.

HOLOTYPE. — Hémimandibule droite (Sa 801) avec p2-m2, figuré par BLAINVILLE 1841 (genre *Mustela*, pl. XIV) et par GINSBURG 1981, fig. 50 et pl. XI, fig. 12a-b.

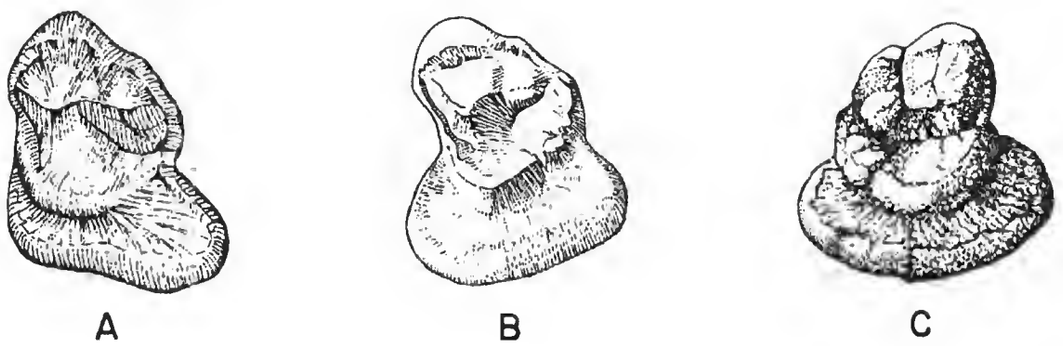



FIG. 1. — A, *Lartetictis dubia* (Blainville, 1842). M1 gauche de Sansan. Sa 843. B, *Adroverictis schmidtkittleri* n.sp. M1 gauche de Yeni Eskihisar (Turquie). Nr 793. C, *Adroverictis ginsburgi* (Alcala *et al.*, 1994). M1 droite d'Ademuz (Espagne). Les trois figures sont des vues occlusales × 2,4.

LOCALITÉ-TYPE. — Sansan (Gers).

ÂGE. — Astaracien inférieur, MN6.

DIAGNOSE. — Celle du genre, par monotypie.

DESCRIPTION

La P4 montre un paracône dominant, pointu et occupant les deux-tiers de la longueur de la dent. Le dernier tiers est occupé par le métastyle. En avant se trouve un léger cingulum. Le protocône est simple comme chez *Galera*, mais moins étendu transversalement. Il n'est pas dédoublé, à l'inverse de chez *Taxidea*, *Melogale* et *Meles*.

M1 est une dent très allongée vers l'arrière par développement de sa partie linguale (Fig. 1A). Le paracône et le métacône sont sensiblement de même taille. Au niveau du paracône, le plateau est bien développé et un cingulum labial court sur tout le bord labial de la dent. Le protocône est placé très mésialement et forme une vaste courbe qui part de l'avant du paracône, et se termine non loin du pied du métacône. Lingualement à cette crête courbe, le bord lingual est bordé d'un long cingulum sensiblement rectiligne et parallèle à l'axe longitudinal de la dent. Le talon, formé par l'expansion distale de ce cingulum, est presque aussi long que l'ensemble paracône-métacône. Une telle dent rappelle très fortement les Melinae et non les Lutrinae.

Les prémolaires inférieures, au nombre de trois, sont larges, relativement courtes et ne possèdent qu'une pointe, forte et placée légèrement mésialement.

La m1 est basse et allongée. Le protoconide dépasse de peu en hauteur le paraconide et le métaconide. Le talonide est beaucoup moins long que le trigonide et est très large. L'hypo-

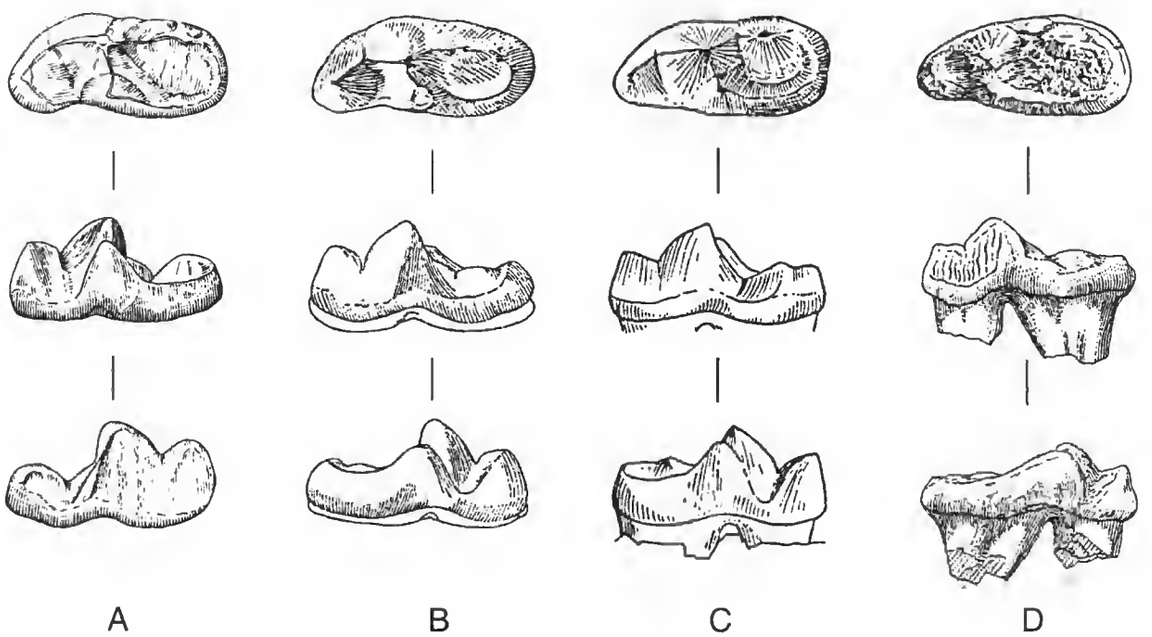



FIG. 2. — m1 en vues occlusale, labiale et linguale, × 1,4, de : **A**, *Mionictis incertus* de la Snake Creek Valley, Nebraska (d'après un moulage) ; **B**, *Trochictis carbonaria* de Käpfnach (d'après HELBING 1927) ; **C**, *Lartetictis dubia* de Göriach (d'après THENIUS 1949) ; **D**, *Siamogale thailandica* de Mae Moh (d'après GINSBURG *et al.* 1983).

conide est bas, aigu et allongé et sa pointe est en position distale; il se prolonge à angle droit par le bord distal de la dent, puis encore à angle droit, se poursuit par une muraille mince et aiguë qui représente l'entoconide (Fig. 2C).

La m2 est subcirculaire et à reliefs bien émoussés. Le protoconide domine cependant et occupe presque toute la face labiale. Une légère, mais nette expansion linguo-mésiale de la couronne correspond au paraconide. Il n'y a pas trace de métaconide et le talonide est vestigial.

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES

*Lartetictis dubia* partage en gros les caractéristiques du genre américain *Mionictis*. Cependant, le talonide de m1 de *Lartetictis* est beaucoup plus large, tandis que celui de *Mionictis* ressemble beaucoup à *Trochictis* par son étroitesse et la pente interne de son hypoconide plus pentu. Cette dent de *Mionictis* est nettement plus proche de celle de *Trochictis* que de *Lartetictis*. De même, les prémolaires inférieures de *Mionictis*, quoique bâties sur le même modèle, sont nettement plus étroites que leurs correspondantes de *Lartetictis*. Les deux genres sont donc nettement différents.

GINSBURG (1968) a nommé *Mionictis artenensis* un petit mustélidé trouvé lors de ses fouilles à Artenay. En fait, l'étroitesse de la p4 et du talonide de m1 doivent rattacher cette forme au genre *Trochictis*, ainsi que l'ont déjà noté GINSBURG & MORALES (1992).

Une autre forme apparemment voisine est le *Siamogale thailandica* du Miocène moyen de Mae Moh en Thaïlande. Elle n'est connue malheureusement que par une m1 (GINSBURG *et al.* 1983, figs 2-5). Cette carnassière diffère de celle de *Lartetictis* par son trigonide plus court, en particulier le paraconide, et le talonide est plus allongé, avec un hypoconide plus ramassé et une muraille interne du talonide moins haute. Mais la réduction de la hauteur du trigonide et l'étalement du talonide indiquent une parenté. Le squelette de *Lartetictis* montre une nette adaptation à la vie aquatique (GINSBURG 1961) et *Siamogale* a été considéré comme un mangeur de crustacés. Les deux observations se rejoignent.

## Genre **ADROVERICTIS** n.g.

ESPÈCE-TYPE. — *Mionictis ginsburgi* Alcala, Montoya *et* Morales, 1994.

DIAGNOSE. — Melini dont le cingulum lingual de M1 est fortement développé tant en avant qu'en arrière, de sorte qu'il encercle totalement le protocône.

DIAGNOSE DIFFÉRENTIELLE. — *Adroverictis* diffère de *Parataxidea* et de *Meles* par une forte expansion du plateau labial au pied du paracône et par la forme simple du protocône resté court. Il diffère des autres genres par le fort développement des talons (tant lingual que labial) de la partie linguale de la dent.

ÉTYMOLOGIE. — En l'honneur du frère ADROVER, pionnier de la paléontologie de la région-clé de Teruel (province de Saragosse, Espagne) et de *-ictis*, en grec, la martre.

### ***Adroverictis ginsburgi*** (Alcala, Montoya et Morales, 1994)

*Mionictis ginsburgi* Alcala, Montoya et Morales, 1994, fig. 2.

HOLOTYPE. — M1.

LOCALITÉ-TYPE. — Ademuz (Valencia, Espagne).

ÂGE. — Turolien moyen, MN12.

DIAGNOSE ÉMENDÉE. — Celle du genre.

DESCRIPTION

*Adroverictis ginsburgi* n.g. n'est pour l'instant connu que par sa tuberculeuse supérieure (Fig. 1C). C'est une dent plus longue lingualement que labialement, en raison de l'extraordinaire développement du cingulum basal interne. Le paracône et le métacône sont bien développés, avec cependant une plus grande taille du paracône. Le plateau labial au niveau du paracône est bien développé, comme chez *Lartetictis* tandis qu'il est à peu près inexistant au niveau du métacône, toujours comme chez *Lartetictis*. Le cingulum labial est continu et bien marqué. Le protocône forme un vaste arc en demi-lune au pied de ces deux tubercules labiaux. On distingue cependant sur cet arc de cercle un protocône et un métaconule bien individualisés. Lingualement à cette crête, un large plateau, presque symétrique selon un axe transversal et bordé d'un cingulum lingual, est développé tant en avant qu'en arrière de la dent.

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES

Cette tuberculeuse supérieure se rapproche de celle de *Lartetictis dubia* par la proportion des tubercules labiaux entre eux, le développement du plateau labial au niveau du paracône et l'arc de cercle énorme formé par le protocône et le métaconule. Ces dents ont aussi en commun l'extraordinaire développement du plateau lingual et de son prolongement en arrière. Elles diffèrent cependant profondément par la forme de ce plateau, dont le bord lingual est rectiligne

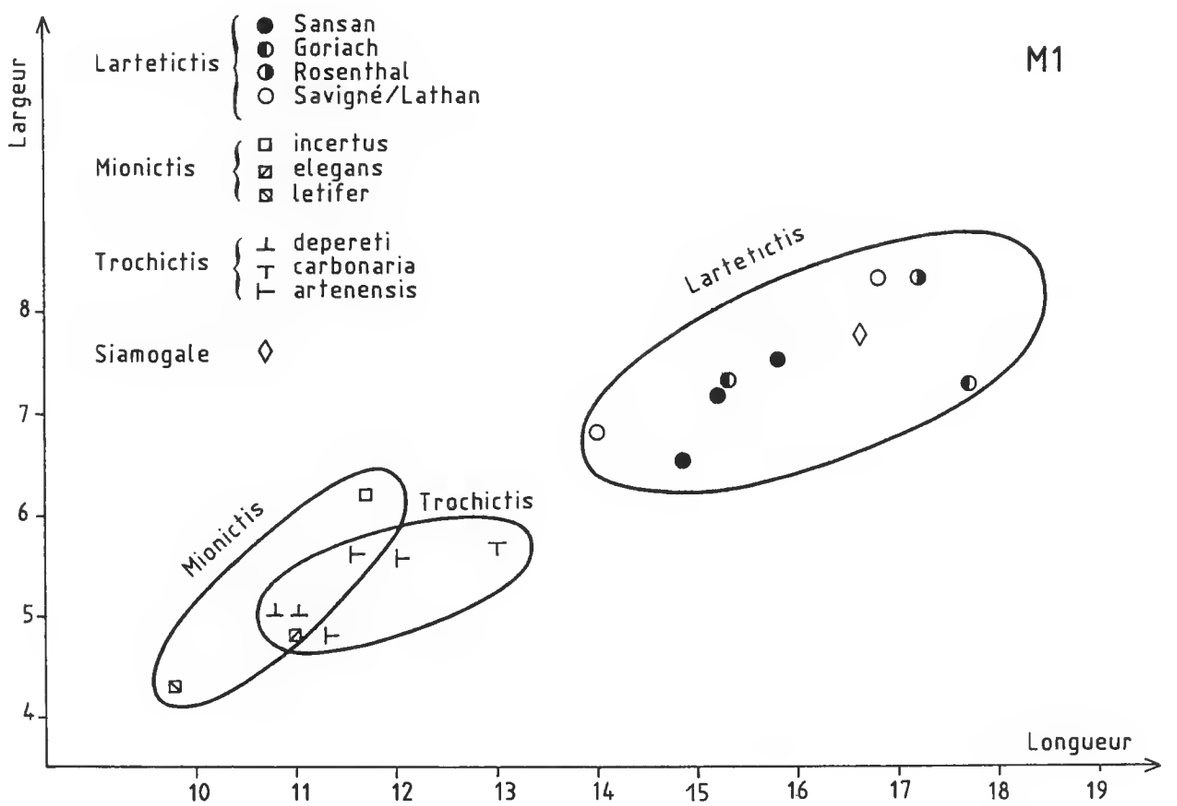



FIG. 3. — Diagramme longueur/largeur des M1 de *Lartetictis*, *Mionictis*, *Trochictis* et *Siamogale*.

chez *Lartetictis* et se prolonge en pointe à l'arrière tandis qu'il est aussi développé en avant qu'en arrière chez *Adroverictis ginsburgi* n.g., où il épouse une forme en cercle.

### ***Adroverictis schmidtkittleri*** n.sp.

Peruniinae indet. Schmidt-Kittler, 1976, fig. 27.
*Mionictis* sp. Alcala *et al.*, 1994

HOLOTYPE. — M1. Schmidt-Kittler 1976, fig. 27.

LOCALITÉ-TYPE. — Yeni Eskihisar, Turquie.

ÂGE. — Aragonien supérieur, Astaracien supérieur, MN7/MN8.

DIAGNOSE. — *Adroverictis* un peu plus petit que *A. ginsburgi* et à talon de M1 plus large à l'arrière et moins elliptique.

ÉTYMOLOGIE. — En l'honneur de notre collègue Norbert SCHMIDT-KITTLER, qui a décrit les carnivores de Yeni Eskihisar.

DESCRIPTION

La M1 de Yeni Eskihisar, comme la précédente, est formée principalement de deux tubercules externes (paracône et métacône) subégaux, d'un très fort protocône formant avec le métaconule un arc encerclant la partie labiale de la dent, et d'un plateau lingual démesuré (Fig. 1B). Dans le détail, le paracône est plus développé que le métacône, le cingulum labial est plus développé au niveau du paracône que du métacône et le protocône est nettement individualisé tandis que la préprotocône crista et la postprotocône crista sont sensiblement rectilignes et forment entre elles un angle obtus. Le métaconule se trouve dans le prolongement de la postprotocône crista mais ne lui est pas relié. Lingualement, un large plateau, soulevé en cingulum à son bord interne, est sensiblement aussi développé en avant qu'en arrière.

RAPPORTS ET DIFFÉRENCES

Par le développement de son plateau lingual tant en avant qu'en arrière, cette dent se rapproche nettement plus d'*Adroverictis ginsburgi* n.g. que de *Lartetictis dubia*. Elle en diffère cependant par sa crête interne où le protocône est plus différencié, la préprotocône crista et la postprotocône crista formant entre elles un angle plus net et de plus grande indépendance du métaconule. Enfin, le bord disto-interne de la dent comporte une partie rectiligne comme chez *Lartetictis* et à l'encontre d'*Adroverictis ginsburgi* n.g. En fait, cette dent de Yeni Eskihisar est un peu intermédiaire entre la forme de Sansan et celle d'Ademuz. Sa seule présence indique l'unicité du groupe.

## RELATIONS PHYLOGÉNÉTIQUES

*Lartetictis* et *Adroverictis* n.g. partagent tous les caractères diagnostiques (ou typiques) des Melini. Leur position systématique est exprimée dans l'arbre phylogénétique de la figure 4.

La tribu des Melini (nœud 1) se caractérise par la structure de M1 avec un protocône en forme de demi-lune exagérément développé et enserrant le trigone. Cette morphologie est in-

connue chez les autres mustélidés, qui ne présentent qu'exceptionnellement un protocône très développé. Chez les Lutrinae, groupe auquel *Larteticis* a longtemps été rattaché, la M1 montre aussi un très fort protocône, mais la dent est plus courte, le cingulum lingual très faible et l'ensemble paracône-métacône est plus haut et plus coupant.

Le genre le plus primitif des Melini semble être *Promeles*, en dépit du fait que d'après nos archives paléontologiques, il soit un des plus récents, puisque connu seulement au Miocène supérieur. *Promeles* est primitif par le faible développement du protocône de P4 qui conserve une forme conique et est relativement isolé du reste de la dent ainsi que par le développement bien faible du talon de M1. *Plesiomeles*, genre moins bien connu, montre une m1 très proche de celle de *Promeles* et primitive dans le groupe des Melini par son talonide encore relativement peu développé. Ces deux genres forment ensemble le groupe-frère des autres Melini.

Parmi ceux-ci, une première dichotomie (nœud 3) isole le groupe formé par les genres actuels *Taxidea* et *Melogale* qui montrent un grand développement de P4 par rapport à M1, ainsi qu'une p4 à cuspides bien développées et une m1 à cuspides aigües et volumineuses qui occupent toute la surface de la dent. Ces deux genres conservent un talonide de m1 modérément développé et, pour *Melogale*, la taille modeste du talon de M1, tandis que celui de *Taxidea* montre une convergence avec celui du groupe de *Meles*.

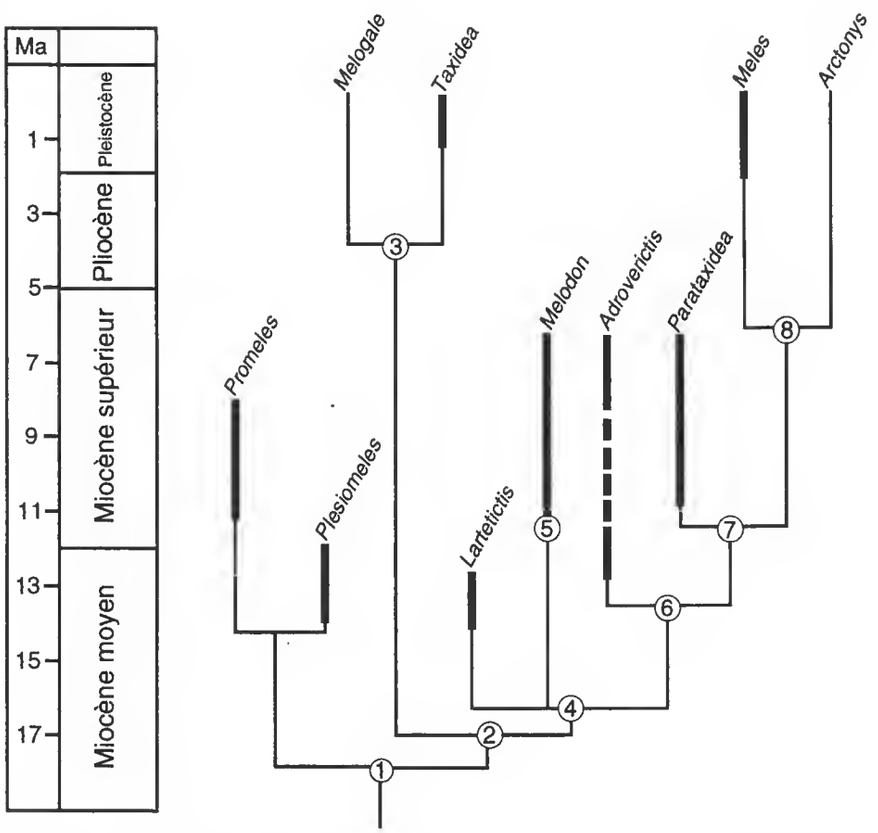



FIG. 4. — Relations phylogénétiques des Melini. Nœuds : **1**, protocône de M1 en forme de demi-lune par fusion avec le métaconule. Expansion postérieure du cingulum lingual de M1, formant un début de talon. Talonide de m1 élargi. **2**, P4 avec protocône élargi. **3**, P4 plus grande par rapport à M1. **4**, m1 à talonide très élargi. Forte expansion postérieure du cingulum lingual de M1, développée en véritable talon. **5**, plateau stylaire labial du paracône de M1 important et développement du cingulum labial à son pourtour. **6**, sur M1, forte expansion antérieure du cingulum lingual qui, unie à l'expansion postérieure, forme autour du protocône un talon semi-elliptique. **7**, M1 très allongée antéro-postérieurement avec une aire stylaire labiale très réduite ; m1 à talonide très large. **8**, M1 à protocône dédoublé ; m1 à entoconulide et hypoconulide importants.

L'ensemble des autres Melini forme un groupe naturel et homogène par l'extraordinaire développement du talon postéro-lingual de M1 (nœud 4). *Lartetictis* et *Melodon* sont proches l'un de l'autre. *Melodon* diffère de *Lartetictis* par la plus forte expansion du plateau stylaire labial au pied du paracône et le développement plus important du cingulum labial.

La formation complémentaire d'un talon antérieur par développement exagéré de l'avant du cingulum lingual permet de regrouper *Adrovertictis* n.g. et *Parataxidea* avec les genres actuels *Meles* et *Arctonyx* (nœud 6). La réduction du plateau stylaire labial et l'allongement général de M1 caractérisent *Parataxidea* tandis que chez *Meles* et *Arctonyx* ces modifications s'accompagnent de la multiplication des tubercules sur M1.

*Manuscrit soumis pour publication le 2 mars 1995 ; accepté le 22 septembre 1995.*

Cette étude a été réalisée pour J. Morales dans le cadre des projets DGICYT PB/92/0013 et PB/92/0066.

## RÉFÉRENCES

Alcala L., Montoya & Morales J. 1994. — New large mustelids from the Late Miocene of the Teruel Basin (Spain). *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences de Paris*, série II **319** : 1093-1100.

Azanza B., Cerdeno E., Ginsburg L., van der Made J., Morales J. & Tassy P. 1993. — Les grands mammifères du Miocène inférieur d'Artesilla, bassin de Calatayud-Teruel (province de Saragosse, Espagne). *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 4 C **15** (1-4) : 105-153.

Blainville H., Ducrotay M. de, 1842. — *Ostéographie et description iconographique des Mammifères récents et fossiles. H — Des Mustela.* Arthus Bertrand édit., Paris : 1-81.

Cirot E. 1992. — *Étude phylogénétique de quelques Arctoidea de l'Oligocène eurasiatique. Compararaison des données morphologiques et moléculaires.* 2 vol. Thèse de doctorat, faculté de Poitiers : 1-152.

Dehm R. 1950. — Die Raubtiere aus dem Mittel-Miocän (Burdigalium) von Wintershof-West bei Eichstätt in Bayern. *Abhandlungen der Bayern Akademie der Wissenschaften Mathematik-naturwissenschaften Kl.* N.F. **58**: 1-141.

Filhol H. 1890. — Étude sur les Mammmifères fossiles de Sansan. *Bibliothèque de l'École des Hautes Études, section des sciences naturelles* **37** (art.1) : 1-319.

Ginsburg L. 1961. — La faune des carnivores miocènes de Sansan (Gers). *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, N. S., C **9** : 1-190.

— 1968. — Les Mustélidés piscivores du Miocène français. *Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle*, Paris, série 2 **40** (1) : 228-238.

Ginsburg L. & Bulot C. 1982. — Les Carnivores du Miocène de Bézian près de La Romieu (Gers, France). *Proceedings of the Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen*, series B **85** (1) : 53-76.

Ginsburg L., Ingavat R. & Tassy P. 1983. — *Siamogale thailandica*, nouveau Mustelidae (Carnivora, Mammalia) néogène du Sud-Est asiatique. *Bulletin de la Société géologique de France*, série 7 **25** (6) : 953-956.

Ginsburg L. & Morales J. 1992. — Contribution à la connaissance des Mustélidés (Carnivora, Mammalia) du Miocène d'Europe *Trochictis* et *Ischyrictis*, genres affines et genres nouveaux. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences*, Paris, série II **315** : 111-116.

Lartet E. 1851. — *Notice sur la colline de Sansan.* Auch : 1-45.

Schmidt-Kittler R. 1976. — Raubtiere aus dem Jungtertiär Kleinasiens. *Palaeontographica* A **155**: 1-131.

— 1981. — Zur Stammesgeschichte der marderverwandten Raubtiergruppen (Musteloidea, Carnivora). *Eclogae Geologicae Helvetiae* **74** (3): 753-801.

Thenius E. 1949. — Die Carnivoren von Göriach (Steiermark). *Sitzungs Berichten der Osterreich Akademie Wissenschaften* **158** (9-10): 695-762.

Wolsan M. 1993. — Phylogeny and classification of early European Mustelida (Mammalia: Carnivora). *Acta theriologica* **38** (4): 345-384.

L O U I S - J E A N
avenue d'Embrun, 05003 GAP cedex
Tél. : 92.53.17.00
Dépôt légal : 770 — Octobre 1996
Imprimé en France

*Date de distribution le 28 octobre 1996*

*Le fascicule n° 2-3 1996 a été distribué le 30 juillet 1996*

## Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle
## Série C - Sciences de la Terre

À partir de 1993, les *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* ne paraissent plus en quatre séries séparées (A, B, C, D), mais en une seule série. Le nom de la revue devient *Mémoires du Muséum national d'Histoire naturelle* (ISSN 1243-4442). La numérotation commence au tome 155.

164 **Broutin, J.** *et al.* 1995. La Flore fossile du bassin houiller de Saint-Étienne.

165 **Marshall, L. G., Muizon Ch. de & Sigogneau-Russell D.,** 1995. *Pucadelphys andinus* (Marsupialia, Mammalia) from the Early Paleocene of the Santa Lucia Formation, Bolivia.

## Bulletin du Muséum national d'Histoire naturelle

Les gisements de mammifères du Miocène supérieur de Kemiklitepe, Turquie. 4e série, **16**, 1994, section C, n° 1, 240 p.

VIIe Symposium International, Parc de Miguasha, Québec, Études sur les Vertébrés inférieurs. *Coordonné par Marius Arsenault, Hervé Lelièvre et Philippe Janvier*, 4e série, **17** (1-4), 1995, section C, 530 p., ca. 200 figures.

*Vente en France*

**MUSÉUM NATIONAL D'HISTOIRE NATURELLE**

Éditions Scientifiques du Muséum, Paris
*Diffusion Delphine Henry*
57, rue Cuvier, 75005 Paris, France
Tél.: [33] (1) 40.79.37.00
Fax : [33] (1) 40.79.38.40
Internet http://www.mnhn.fr

Sales Office (France excluded)

**UNIVERSAL BOOK SERVICES**

*Dr W. Backhuys*
P.O. Box 321 2300 AH Leiden
The Netherlands
Tel.: [31] (71) 517 02 08
Fax : [31] (71) 517 18 56
Internet backhuys @ euronet.nl

MUSEUM
NATIONAL
D'HIST.NAT.